



Décision motrice et contrôle modulaire d'un système hyper-redondant

Pauline M. Hilt

► To cite this version:

Pauline M. Hilt. Décision motrice et contrôle modulaire d'un système hyper-redondant. Neurosciences [q-bio.NC]. Université de Bourgogne, 2015. Français. NNT : 2015DIJOS061 . tel-01283907

HAL Id: tel-01283907

<https://theses.hal.science/tel-01283907>

Submitted on 7 Mar 2016

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

Université de Bourgogne

Faculté des Sciences du Sport



INSERM U-1093

Cognition, Action et Plasticité Sensorimotrice

Ecole doctorale ES : Environnement et Santé

Décision motrice et contrôle modulaire d'un système hyper-redondant

Thèse de doctorat

Pour obtenir le grade de Docteur de l'Université de Bourgogne

Présentée par :

Pauline HILT

Sous la direction de :

Thierry POZZO

Bastien BERRET

Devant le jury composé de :

M. Jean-Paul LAUMOND
M. Michel DESMURGET
M. Alessandro D'AUSILIO
M. Paul STAPLEY
M. Thierry POZZO
M. Bastien BERRET

Directeur CNRS, LAAS-CNRS, Toulouse
Directeur INSERM, CNC, Lyon
Docteur, Istituto Italiano Di Tecnologia
Docteur, University of Wollongong
Professeur, Université de Bourgogne
Docteur, Université Paris-Sud

Rapporteur
Rapporteur
Examineur
Examineur
Directeur de thèse
Directeur de thèse

Financements

Cette thèse a été co-financée par l'Institut National de la Santé et de la Recherche Médicale (INSERM) et le Conseil Régional de Bourgogne.

*A ma famille,
à leur amour et leurs sourires qui portent tant*

*Et en particulier à mon oncle Michel Jager,
dont la perte douloureuse a profondément marqué ce travail*

Remerciements

Je voudrais commencer par remercier mes directeurs de thèse, Thierry Pozzo et Bastien Berret. Ces trois années n'ont pas toujours été faciles, mais j'ai toujours pu trouver en eux les conseils dont j'avais besoin.

Thierry, merci de m'avoir fait confiance il y a 3 ans de cela. Merci aussi pour tout le temps que tu m'as consacré malgré le grand nombre de projets sur lesquels tu travailles. Merci également pour les multiples connaissances et idées scientifiques et philosophiques, que tu m'as communiquées sur ces années.

Bastien, je pense bien sûr aux longues heures (journées ?) passées pour que je parvienne un jour à comprendre et savoir utiliser le contrôle optimal et l'extraction des synergies. Merci pour les connaissances scientifiques bien sûr mais aussi et surtout pour la rigueur qui est la tienne et que tu as tenté de me transmettre.

Encore une dernière ligne, pour vous deux, je vous remercie d'avoir su toujours rester positifs et bienveillants envers moi. En bref il m'est difficile de limiter mes remerciements à quelques lignes, mais j'espère avoir réussi à vous dire ma profonde reconnaissance pour votre aide précieuse dans ce travail de thèse, et surtout dans ma formation pour devenir une scientifique autonome.

J'exprime également mon grand respect à Michel Desmurget et Jean-Paul Laumond, et les remercie d'avoir accepté de faire le rapport de ma thèse.

Beaucoup de personnes m'ont également aidée directement dans ces travaux de thèse. Je remercie en particulier, Paul Stapley, et Iannis Delis pour leur gentillesse, leur attention et leurs corrections toujours bienvenues. Je remercie également Christian Darlot pour ses relectures et encouragements, Elizabeth Thomas, Christos Paizis, France Mourey, Romuald Lepers qui m'ont aidée au cours de ces années, dans des réflexions sur mes résultats ou encore dans des considérations plus pratiques comme la préparation des cours.

Je n'oublie pas non plus "Harris" Papaxanthis, merci pour votre accueil au sein du laboratoire, et votre aide sur mes travaux et aussi pour votre gentillesse et votre humour.

Aujourd'hui je m'approche de la fin de cette thèse, et je ne peux m'empêcher de penser à mes directeurs de stage de master 2, qui m'ont également permis d'être

là aujourd'hui : Daniel Bennequin, Alain Berthoz et Colas Authié. Un grand merci à vous aussi !

J'en arrive enfin aux amis. Mes collègues du quotidien, vous avez été des éléments déterminants de la réussite de cette thèse. J'imagine mal ces trois années, sans le climat parfait qui a toujours régné dans notre salle des doctorants. Je vous cite "pour la gloire" mais vous vous êtes reconnus c'est certain : Vianney, Celia (dit mon petit cutie), Julien, Sidney, Thomas. Mais aussi nos nouveaux arrivants : Elodie et Yoann. Et tous ceux que l'on croise si souvent et qui font partie de cette vie-là, même si ce n'est que par moments : Florent, Jérémie, Nico, Ben, Matthieu, Antoine, Lilian, Alex ... Et bien d'autres que j'oublie c'est certain, veuillez m'en excuser.

Je remercie aussi Cyril Sirandre, Yves Ballay, Patricia Helle, Beatrice Clause, et plus récemment Sylvain Arnoult et Elisabeth Montmartin : vous êtes toujours là quand on a besoin de vous et toujours avec le sourire. Les nombreuses discussions sympathiques et souvent aussi le soutien que j'ai eu de vous furent précieux pendant ces années, et je tiens sincèrement à vous remercier pour tout cela.

Enfin, il y a tous ceux qui font partie intégrante de ma vie, qui m'ont soutenue (supportée même parfois) tout au long de ce travail, et sans quoi toute cette route aurait été tellement plus dure. Alors un grand merci à vous pour tout votre amour, mes amis : Charlotte, Paul, Virginie, Margaux, Amandine, Mélisande, Mélanie, et tous les autres, amis du lycée, de Lyon ou d'ailleurs.

Une pensée particulière à mes soutiens psychologiques qui m'ont permis de ne jamais craquer : Alain Ribeiro et Olivier Thomas, et au monde Feldenkrais qui m'a ouvert grand les bras : Vladimir bien sûr, mais aussi tous les membres la formation IFELD (Yvan, Claude-Jeanne, Jean-François, Christine, Maud, et tous les formateurs rencontrés) et mes camarades de la belle promotion IFELD2, un petit clin d'œil particulier à mon petit chat Christine, à Eric, Claire, Isabelle, Puck, et à tous les autres avec qui nous avons tant vécu pendant ces quatre années de formation.

Je finirai par un remerciement tout particulier à ma famille, si chère à mes yeux. Mes parents toujours là, dans les moments difficiles et dans les moments joyeux. Ce soutien de chaque instant fut extrêmement précieux, et ces quelques lignes ne suffisent pas pour leur communiquer ma reconnaissance. Mon grand frère, Nicolas, mon modèle de toujours, inutile de t'en dire plus puisque, suite à un pari, je te dois de toute façon une reconnaissance éternelle me semble-t-il. Plus sérieusement je te remercie pour les moments toujours joyeux que nous passons ensemble mais aussi pour ta présence de grand frère, je sais que quoi qu'il

m'arrive je peux compter sur toi et tu sais que c'est réciproque. J'ai la chance d'avoir une grande famille, alors je profite de ces remerciements aussi pour vous dire à tous l'importance de ce grand groupe plein d'amour et de bienveillance auquel je sais appartenir, et qui m'a beaucoup porté pendant ces années (même de loin) : mes cousines (mes triplettes : Anne et Hélène), Nicolas, Thomas, Anne-Pauline, Aurélien, Florian, Matthieu, Marie, Cécile, Anne-Catherine, Pierre-Jean, Louis, Maxence, Odile, Michel, Christine, Philippe, Josiane, Jean-Pierre, Jean-Marie, Michel, Audrey, Christine, Christian, Christelle, Mamie Thérèse, Mamie Marie, Papi Nicolas et enfin Papi Joseph.

Cette page de remerciements s'achève, ne restent que quelques lignes pour remercier celui qui a partagé mon quotidien presque 24h/24, toutes les joies, et les peines. Vianney, merci de me comprendre si bien, merci pour ta présence, ta gentillesse et ton amour. Même si comme on se le disait il y a peu on n'est ni l'un, ni l'autre, franchement des marrants, nos rires et ton sourire me manquent et j'attends avec impatience le jour où, de post-doc en post-doc, nous nous retrouverons.

Table des matières

1. CADRE THEORIQUE **1**

1.1. Résolution de la redondance intrinsèque : l'hypothèse des synergies musculaires **9**

1.1.1.	Modularité du système nerveux	9
1.1.2.	Les synergies musculaires: définitions	12
1.1.3.	Caractérisation des modèles	16
1.1.4.	Le modèle Espace×Temps	21
1.1.5.	Données comportementales à l'appui de la théorie	23
1.1.6.	Données neurales à l'appui de la théorie	26
1.1.7.	Evaluation fonctionnelle des synergies	31
1.1.8.	But de l'étude	35

1.2. Décision motrice et redondance extrinsèque **37**

1.2.1.	La décision neuroéconomique	37
1.2.2.	Perception, Cognition et Action : un ensemble cohérent	40
1.2.3.	Décision motrice	41
1.2.4.	Récompense intrinsèque et contrôle optimal	49
1.2.5.	Contrôle optimal en condition de redondance extrinsèque	51
1.2.6.	Maintien de l'équilibre dynamique	54
1.2.7.	But de l'étude	56

1.3. Récapitulatif des questionnements **59**

1.3.1.	Problématique générale	59
1.3.2.	Etude 1	59
1.3.3.	Etude 2	60

2. PREMIERE PARTIE EXPERIMENTALE **61**

2.1. MATERIELS ET METHODES **63**

2.1.1.	Protocole et passation	63
2.1.2.	Matériels et prétraitements	64
2.1.3.	Décomposition en synergies (modèle Espace×Temps)	65
2.1.4.	Décodage de la tâche et sélection des modules	67

2.2. RESULTATS **71**

2.2.1.	Observations comportementales	71
2.2.2.	Décomposition en modules spatiaux et temporels	73
2.2.3.	Evaluation des modules spatiaux et temporels	75

2.2.4.	Décodage de la tâche essai par essai	77
2.2.5.	Plausibilité de la modularité	78
2.3.	DISCUSSION	83
2.3.1.	Une modularité temporelle et spatiale	85
2.3.2.	Evaluation fonctionnelle de la décomposition	87
3.	DEUXIEME PARTIE EXPERIMENTALE	91
3.1.	MATERIELS ET METHODES	93
3.1.1.	Protocole et passation	93
3.1.2.	Matériels	96
3.1.3.	Analyse des résultats	96
3.1.4.	Modélisation	98
3.2.	RESULTATS	103
3.2.1.	Observations générales	103
3.2.2.	Impact de la cible saillante	107
3.2.3.	Caractérisation des différences interindividuelles (Contrôle Optimal)	107
3.2.4.	Impact de la réduction de la base de support	111
3.3.	DISCUSSION	119
3.3.1.	Diversité des stratégies motrices	120
3.3.2.	Coordination posture/mouvement	122
3.3.3.	Guidage de la décision motrice par des valeurs internes	125
3.3.4.	Combinaison des valeurs internes	127
4.	DISCUSSION GENERALE	129
4.1.	Considérations théoriques et perspectives	133
4.2.	Applications pratiques	135
5.	REFERENCES	139

Abréviations

ACP	Analyse en Composantes Principales
APA	Ajustements Posturaux Anticipés
BE	Balance efficient
CdM	Centre de Masse
Cdp	Centre de Pression
CPG	Central Pattern Generators
dB	Distance au coût balance-efficient en NBoS
dR	Distance au coût reach-efficient en NBoS
d _R R	Distance au coût balance-efficient en RBoS
d _R B	Distance au coût reach-efficient en RBoS
EEG	Electroencéphalographie
EMG	Electromyographie
FEP	Frontal Eye Field
LDA	Linear Discriminant Analysis
LIP	Cortex Intra Parietal lateral
NBoS	Base de Support Normale
NLP	Non Linear Programming
NMF	Non-negative Matrix Factorization
NM3F	Non negative Matrix TriFactorization
RboS	Base de Support Réduite
RE	Reach-efficient
RMSE	Root Mean Square Error
SNC	Système Nerveux Central
sNM3F	Sample-Based Non negative Matrix TriFactorization
SNr	Pars Reticulata de la Substance Noire
TPV	Time to Peak Velocity
VAF	Variance Accounted For

1. CADRE THEORIQUE

« La question fondamentale, à notre avis, n'est pas celle de l'éclatement des savoirs en une myriade de disciplines, le danger ne réside pas dans le fait que les hommes ne peuvent plus maîtriser l'ensemble du savoir (quand l'ont-ils fait vraiment ? Comment maîtriser ce qui va en tous sens ?), mais dans la croyance qu'il y a pour chaque question de que nous nous posons un savoir spécialisé qui y correspond et y répond, ou pourrait y répondre. »

Pierre GUENANCIA, L'intelligence du sensible

Les questions qui font l'objet de cette étude concernent les mécanismes à l'œuvre lors d'actions dirigées vers des objets situés dans l'espace proche du corps. Saisir un verre posé sur une table depuis la station debout est à priori une tâche simple que les roboticiens sont désormais capables de modéliser et faire réaliser à des machines en utilisant certaines solutions trouvées par la nature. Au-delà de l'exécution d'un acte en apparence simple, de nombreuses questions relatives à son contrôle nerveux restent sans réponses. Le corps humain est en effet un système extrêmement complexe avec quelques 230 articulations et 630 muscles, bien plus complexe que les robots les plus évolués. Le contrôle du mouvement volontaire par le système nerveux central (SNC) doit donc s'articuler autour de principes efficaces, pas seulement au niveau intrinsèque (organisation de la commande motrice au niveau du système neuro-musculo-squelettique), mais aussi au niveau extrinsèque (établissement de la finalité de l'action, i.e. où aller et quand le faire). Généralement on identifie plusieurs mécanismes précédant la réalisation finale d'un geste de saisie orienté vers un objet (perception, intention, motivation, élaboration d'une réponse motrice etc.). Ce découpage, utile pour mieux comprendre le rôle isolé de chacune des pièces du puzzle, a conduit néanmoins à concevoir des protocoles expérimentaux dissociant les systèmes perceptif, moteur et cognitif. En effet, s'appuyant sur les traditions réflexologique puis cybernétique réduisant le corps à une surface sensible en attente de stimulation, la cognition devient un processus où des excitations sont suivies de

calculs complexes qui en bout de chaîne induisent une réponse motrice. Toutefois, isoler le système moteur du système cognitif devient une démarche de plus en plus limitante si l'action est envisagée comme expression de la volition. En outre, l'action peut être vue comme une prédiction d'événements sensoriels ou la perception comme une action simulée (Jeannerod, 2001), inscrivant ces deux facettes de la volition dans une relation circulaire où la sensation est capable d'évoquer l'action et l'action de prédire les sensations. Ce point de vue constitue un schéma désormais bien accepté pour le mouvement volontaire (Desmurget et al., 1998; Wolpert and Flanagan, 2001) mais soulève une question supplémentaire quant à la possibilité du SNC d'effectuer des jugements et prendre des décisions ayant trait à l'action. Ainsi, face à la multitude d'articulations et de muscles constituant le corps humain, la production du mouvement volontaire est envisagée sous la forme d'un processus de décision motrice, c'est-à-dire l'étude des motifs guidant les choix moteurs (Wolpert and Landy, 2012). L'étude de la réalisation d'actes volontaires peut en effet inclure des variables décisionnelles comme la motivation, la volonté, la délibération, le libre arbitre etc... (Haggard, 2008; Cisek and Pastor-Bernier, 2014), des notions auparavant principalement considérées en l'absence de toutes contingences motrices (par ex voir (Ricoeur, 2009)). Concevoir la planification du mouvement volontaire comme une décision motrice (Wolpert and Landy, 2012) nous a semblé être une voie complémentaire à celle privilégiant la description d'une action selon une suite de transformations sensorimotrices (Soechting and Flanders, 1992) déclenchée par une stimulation visuelle (ex : un point lumineux dans l'espace) et se terminant par l'exécution d'un mouvement du bras vers une cible saillante. Nos travaux composés de mesures comportementales et de modèles computationnels tentent de mieux comprendre les mécanismes de décision motrice lors de la mobilisation d'un système hyper redondant comme le corps humain tant au niveau intrinsèque (choix d'une coordination inter-segmentaire et inter-musculaire) qu'au niveau extrinsèque (choix de la finalité de l'action comme la sélection du point à atteindre).

La première partie de la thèse étudie les modes de production de la commande nerveuse envoyée aux muscles, un système largement excédentaire en termes d'effecteurs potentiellement utilisables lors d'interactions avec l'environnement. L'enquête empirique est ici orientée vers la question de la redondance du système moteur (Sporns and Edelman, 1993; Tresch et al., 1999a; Guigon et al., 2007a; Bizzi et al., 2008; Berret et al., 2011a) et des choix musculaires adoptés afin de réduire sa dimensionnalité ou simplifier son organisation (Bernstein, 1967) sous la forme de primitives motrices ou synergies musculaires. Nous tenterons de mieux comprendre la nature et le rôle fonctionnel de ces modules et leur encodage par le SNC. Les expériences récentes, reprenant celles très anciennes de Whytt (Whytt, 1751) et consacrées à l'extraction de primitives motrices chez la grenouille décérébrée (Bizzi et al., 2008; Hart and Giszter, 2010) ou chez l'homme au cours de mouvements volontaires (Chiovetto et al., 2013; Delis et al., 2013a, 2014), suggèrent le déploiement rapide de solutions élaborées grâce à la combinaison de synergies musculaires mémorisées sous une forme compacte. Une forme de décision motrice qui doit combiner au mieux les prototypes musculaires, est ainsi présente lors de réflexes et de mouvements volontaires. Cette partie est une contribution méthodologique et théorique au problème de l'implémentation musculaire de solutions comportementales adoptées au cours de mouvements de pointage d'une cible depuis la position debout.

Décider est avant tout un acte de volonté qui est exacerbé par une plus grande liberté d'action, autrement dit l'absence de contraintes et la faculté de se déterminer sans autre cause que la volonté elle-même. Le libre choix correspond à l'indifférence à des raisons extérieures qui nous font pencher d'un côté plutôt que de l'autre et à l'égale possibilité d'aller vers deux directions contraires. Les décisions dépendent donc en partie de notre puissance d'agir (la volonté) libérée d'entraves endogènes centrées sur le sujet ou à l'opposé, de facteurs sociaux dépassant l'individu. Ainsi, concentrer son attention sur la redondance intrinsèque, tel que l'avait formulé le physiologiste russe N Bernstein dès 1930, et traiter la décision motrice en ne considérant que les alternatives internes (par ex. le choix des muscles à contracter) sans introduire d'alternatives externes (par ex.

le choix de la cible à atteindre), a pour risque de limiter cette question à la description de réponses musculaires univoques ou stéréotypées propres au modèle réflexologique : Stimulus *A* => Réponse *B*. L'absence d'alternative spatiale pourrait transformer le mouvement volontaire en un processus de signalisation, comme la couleur orange du feu tricolore déclenche automatiquement la séquence motrice de freinage des pieds sur les pédales. La préparation de l'acte est alors contrainte, voire déterminée, par la position de la cible dans l'espace. Or on sait que le signal rétinien déclenche immédiatement une saccade oculaire puis un mouvement du bras grâce à la présence de cartes visuelles prioritaires (et de voies nerveuses directes reliant la rétine au colliculus supérieur (Goldberg and Wurtz, 1972; Munoz et al., 1991). Ces cartes, qui mettent en correspondance les entrées rétinienne avec des synergies musculaires, produisent des mouvements d'atteintes stéréotypés (Graziano et al., 2005). Dans ces conditions l'automaticité de la transformation sensorimotrice réduit les détours possibles et donc les choix vers une trajectoire à un seul but (ou point final). Afin d'engager pleinement la volonté du sujet et le processus décisionnel sans le réduire à un choix d'éléments uniquement endogènes, notre étude a consisté à caractériser les solutions motrices adoptées en présence de redondance intrinsèque et extrinsèque.

Enfin, une décision ne peut être prise sans motif. En général, on révèle les valeurs décisionnelles principalement à partir de protocole de neuroéconomie au cours desquels les préférences qui guident les décisions sont conditionnées par une récompense monétaire ou alimentaire (Wu et al., 2011). Ce modèle expérimental donne accès à des valeurs initialement objectives mais potentiellement contaminées par des paramètres individuels comme l'habitus social qui module par exemple la valeur d'un bien financier. Dans le domaine du mouvement, la théorie du contrôle optimal permet d'associer des valeurs à des actes moteurs. De la même manière, il faut alors dissocier les valeurs objectives (i.e. fixées par la tâche) des valeurs subjectives guidant la décision finale d'un individu une fois toutes les autres contraintes connues. La deuxième partie de ce travail cherche à identifier les valeurs subjectives qui rendent capable de réaliser des actes partiellement définis ou guidés par la tâche elle-même. Pour cela nous avons

réduit les contraintes externes de la tâche (pointage d'une surface plutôt que d'une cible saillante) afin de mettre en évidence ces motifs primaires permettant de résoudre la redondance extrinsèque lors d'un mouvement volontaire. Par exemple, poser une tasse de café sur une table n'est pas une action qui détermine la position finale de la main sans équivoque ; au problème de redondance intrinsèque s'ajoute donc le problème non-trivial de redondance extrinsèque. Dans ce genre de tâche, le but même du mouvement (au sens géométrique du terme dans l'espace de la tâche) n'est pas prédéterminé et ne peut par conséquent pas renvoyer de signal saillant sur la rétine guidant ou dictant le processus de décision motrice.

Enfin dans la discussion générale, nous étudierons les perspectives et applications possibles de ces études et proposerons une hypothèse de fonctionnement mettant en commun ces deux approches, souvent étudiées séparément : modularité du système musculosquelettique et valeurs implicites guidant la construction d'un plan moteur (décision motrice).

1.1. Résolution de la redondance intrinsèque : l'hypothèse des synergies musculaires

Le but de cette première étude est d'éprouver une hypothèse sur la résolution de la redondance du système musculo-squelettique dans l'élaboration de la commande motrice par la combinaison de modules invariants (« building blocks »).

Nous tenterons d'abord de préciser la notion de module, puis étudierons une acception particulière : les synergies musculaires. Une revue bibliographique des manifestations comportementales et neuronales de ces synergies sera ensuite présentée. Enfin la validité de cette notion sera discutée.

1.1.1. Modularité du système nerveux

L'organisation modulaire du SNC est une propriété fondamentale des organismes vivants, apparente dès le développement embryonnaire, et qui leur a permis d'évoluer (Schlosser and Wagner, 2004). Un parallèle peut être fait avec le langage : les sons forment des mots, puis les mots des phrases (Flash and Hochner, 2005). La même idée suggère une organisation du système moteur en « primitives motrices », combinées pour produire une « mélodie cinétique » (Paillard, 1982).

Des études pionnières sur la grenouille ont mis en évidence une première modularité au niveau spinal (Bizzi et al., 1991). La patte de la grenouille est attachée dans une position précise, et la moelle épinière est activée par une micro stimulation électrique. Pour chaque position de la patte dans l'espace (Figure 1a, points noirs), la force isométrique produite à la cheville par la stimulation d'un site de la moelle épinière est enregistrée. Ce protocole permet de définir, pour chaque site stimulé, un « champ de force » (« force field », Figure 1b) liant la

position de la cheville et la force produite. Un petit nombre de champs de force est observé, quoique des sites assez éloignés de la moelle soient stimulés. Les circuits moteurs spinaux seraient donc organisés en modules, coordonnant les contractions des muscles en actions élémentaires dénommées « primitives motrices ».

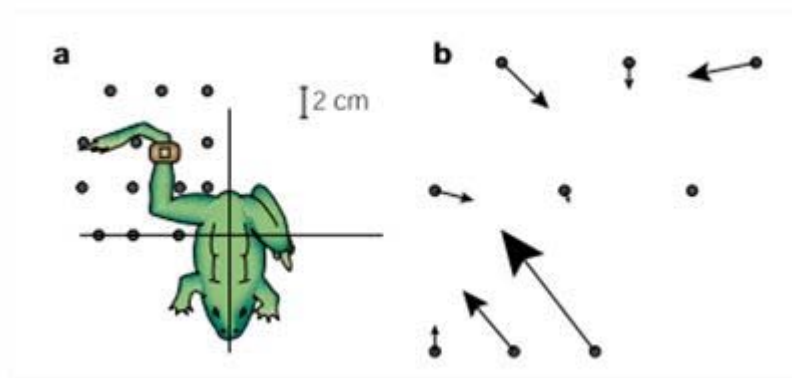


Figure 1 : Illustration du protocole de (Bizzi et al, 1991) étudiant, chez la grenouille, les réponses motrices provoquées par des micro stimulations de la moelle épinière. A. Position de la grenouille et site de fixation de la cheville. B. Exemple de champ de force, chaque point correspond à une zone de fixation de la patte, et les force produite à la cheville, par une stimulation d'un même site de la moelle épinière, sont représentées par des flèches.

Lorsque des stimulations sont appliquées simultanément sur deux sites différents de la moelle épinière, le champ de force produit est une combinaison linéaire des réponses provoquées par la stimulation séparée de ces deux sites (Figure 2)(Mussa-Ivaldi et al., 1994). La diversité du répertoire moteur pourrait donc résulter de la combinaison de quelques primitives motrices.

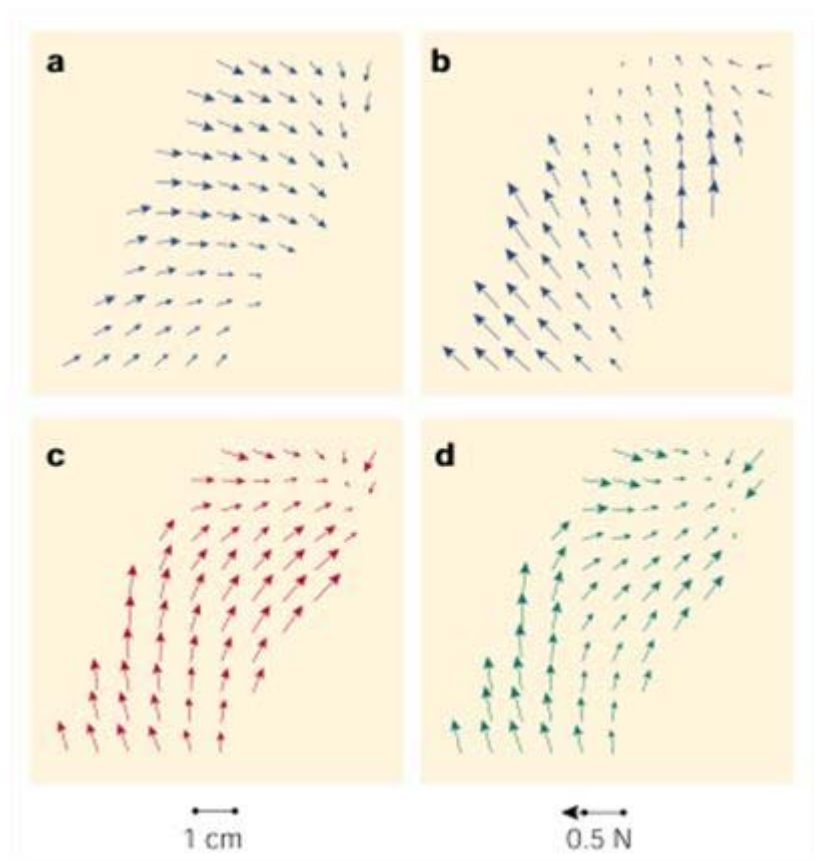


Figure 2 : Illustration des résultats de (Mussa-Ivaldi et al, 1994). Les graphiques a et b représentent des champs de forces produits par la stimulation électrique d'un endroit particulier de la moelle épinière d'une grenouille. Les graphiques c et d représentent deux exemples de champs de force obtenus par la stimulation du site de a et site de b simultanément.

Les actions complexes résulteraient donc de la mise en jeu simultanée de primitives motrices, mémorisées dans des réseaux de neurones spinaux, et organisées en modules fonctionnels coordonnés. Plusieurs expressions équivalentes ont été proposées par divers auteurs. Une « primitive motrice » traduirait le fonctionnement d'un « bloc d'activations musculaires », prédéfinies et coordonnées. La théorie des synergies musculaires a été proposée pour préciser et formaliser cette notion.

1.1.2. Les synergies musculaires: définitions

Les synergies musculaires ont été étudiées par la recherche de régularités dans les enregistrements EMG, au cours de mouvements très divers. Les enregistrements EMG sont traités par des algorithmes de réduction de dimensionnalité (i.e. des méthodes d'apprentissage non-supervisé), qui identifient des groupes de muscles régulièrement actifs en même temps, et définissent ainsi les synergies musculaires.

Le principe de ce type d'algorithme est d'approximer un ensemble de variables de départ par un autre ensemble de nouvelles variables dans un espace de dimension inférieure. De nombreux algorithmes aux performances équivalentes permettent d'identifier des synergies (Tresch et al., 2006). Le plus connu de ces algorithmes est l'analyse en composantes principales (ACP), dont le principe est de trouver des vecteurs orthogonaux, orientés dans l'espace multidimensionnel contenant un nuage de points de mesure, qui minimisent les distances des points à ces vecteurs. L'orientation de ces vecteurs caractérise et résume la répartition des points. Selon l'expression traditionnelle, ces vecteurs « capturent » les données et permettent « d'extraire » des synergies.

L'étude d'activités musculaires est simplifiée par l'utilisation d'un algorithme particulier rendant mieux compte de la capacité des muscles à « tirer » et leur incapacité à « pousser » : la factorisation en matrices non négatives (non-negative matrix factorization, NMF)(Lee and Seung, 1999). La méthode NMF impose une contrainte de non négativité aux modules extraits et aux coefficients associés, même si de nombreuses variantes existent (semi-NMF etc.).

L'algorithme de réduction de dimensionnalité choisi procède donc à l'extraction des synergies musculaires dont la nature exacte a été spécifiée à l'avance, et dépend de la manière dont est organisée la matrice de données en entrée. C'est la raison pour laquelle plusieurs modèles mathématiques existent pour décrire la nature des synergies, produisant des résultats différents mais faisant surtout des hypothèses divergentes sur la nature des synergies encodées. Dans la suite de ce

paragraphe, nous présenterons les trois modèles mathématiques de synergies musculaires principalement utilisés.

Le premier, appelé modèle de décomposition temporelle (« temporal decomposition model » (Ivanenko et al., 2004)), extrait des modules temporellement invariants sous la forme d'une amplitude variant en fonction du temps (appelé profil temporel (Figure 3)). Les modules temporels w_i sont combinés linéairement par des coefficients d'activation \mathbf{a}_i (vecteurs) définissant le niveau d'activation pour chaque muscle et chaque mouvement (appelé niveaux d'activation (Figure 3)). Ce modèle est représenté par l'équation suivante :

$$\mathbf{m}^s(t) = \sum_{i=1}^P w_i(t) \mathbf{a}_i^s + \text{residu}$$

où $w_i(t)$ est le i -ème module invariant (stocké par le SNC) activé par le coefficient d'activation \mathbf{a}_i dépendant de l'essai s , et p est le nombre total de synergies musculaires (ou modules invariants). La primitive $w_i(t) \in \mathbb{R}_+^{T \times 1}$ est activée par $\mathbf{a}_i^s \in \mathbb{R}_+^{1 \times M}$ (M étant le nombre de muscles, et T la durée totale de l'essai).

Un deuxième modèle, appelé décomposition spatiale (« spatial decomposition model » (Tresch et al., 1999b; Bizzi et al., 2008)), extrait quant à lui des synergies spatiales sous la forme de vecteurs d'activations pour chaque muscle (Figure 3). Les modules spatiaux \mathbf{w}_i (indépendants du temps) sont combinés linéairement par des coefficients d'activation $a_i(t)$ correspondant chacun à un profil temporel (Figure 3). Ce modèle est représenté par l'équation suivante :

$$\mathbf{m}^s(t) = \sum_{j=1}^N a_j^s(t) \mathbf{w}_j + \text{residu}$$

où $\mathbf{w}_j \in \mathbb{R}_+^{1 \times M}$ est le j -ème module invariant activé par le coefficient d'activation $a_j^s(t) \in \mathbb{R}_+^{T \times 1}$ dépendant de l'essai s et du temps t . N est le nombre total de synergies musculaires.

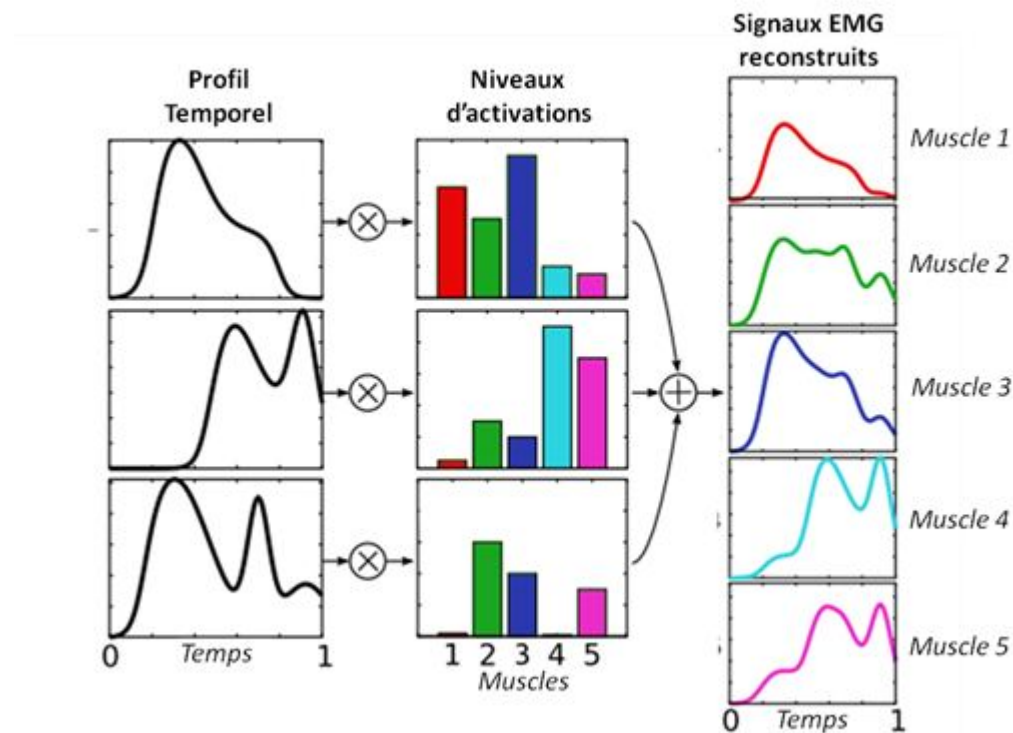


Figure 3: Exemple de modules et de coefficients d'activation pour les modèles de décomposition spatiale et temporelle, pour un essai. Dans le modèle temporel, les synergies sont des profils temporels et les coefficients d'activation (variable contrôlée, variant pour chaque essai) un niveau d'activation pour chaque muscle. Dans le modèle spatial, les synergies sont des niveaux d'activation et les coefficients d'activation des profils temporels. La troisième colonne montre un exemple de signaux reconstruits par les synergies et coefficients représentés en colonne 1 et 2. (Modifié à partir de (Delis, 2013)). La principale différence entre ces modèles réside dans l'hypothèse d'invariance faite, soit sur l'aspect temporel soit sur l'aspect spatial.

Le développement et l'utilisation de ces modèles sont très dépendants du type de tâches étudiées (activité cyclique locomotrice vs mouvement discret de pointage). En effet, l'étude des patterns locomoteurs se concentre principalement sur la rythmicité des actions réglée par les CPG (« central pattern generators » (réseaux spinaux capables de générer l'activité rythmique nécessaire à la locomotion (Lacquaniti et al., 1999)). En revanche, l'étude des mouvements de pointage, concentre l'analyse sur l'amplitude des activations musculaires, et des paramètres comme la direction du mouvement (Georgopoulos et al., 1986, 2007).

Le troisième modèle postule l'existence d'invariants spatiotemporels (« spatiotemporal decomposition model » (d'Avella et al., 2003)). Une synergie \mathbf{w}_k correspond alors à un pattern complet d'activités musculaires c'est-à-dire à M profils temporels (M représentant le nombre de muscles)(colonne 1, Figure 4). Deux coefficients scalaires définissent le recrutement de ces synergies : une amplitude a_i et un décalage temporel t_i (colonne 2, Figure 4). Ce modèle est représenté par l'équation suivante :

$$\mathbf{m}^s(t) = \sum_{k=1}^R a_k^s \mathbf{w}_k(t - \sigma_k^s) + \text{residu}$$

où $\mathbf{w}_k(\tau) \in \mathbb{R}_+^{T \times M}$ est le vecteur représentant la k-ème synergie au temps τ : σ_k^s correspond au décalage temporel de la synergie par rapport au début du mouvement, et a_k^s est un coefficient scalaire non négatif modulant l'amplitude de la synergie. R est le nombre total de synergies spatiotemporelles.

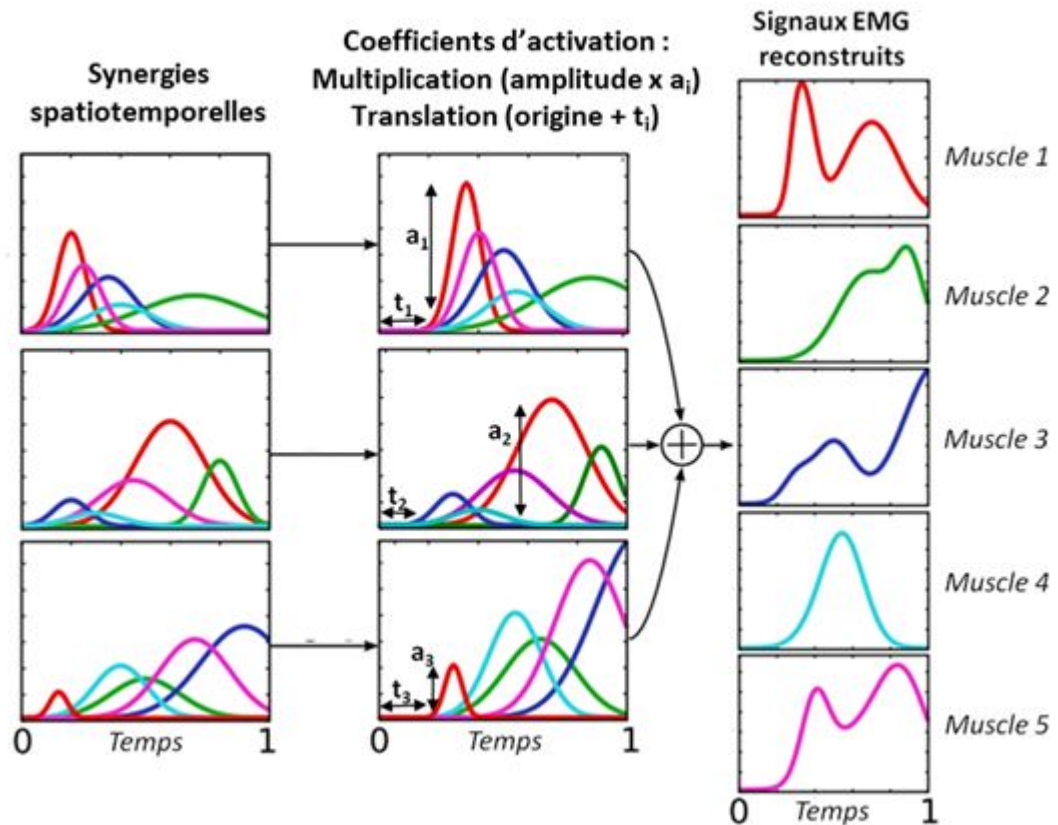


Figure 4: Exemple des synergies musculaires et coefficients d'activation pour le modèle de décomposition spatiotemporelle. La colonne de gauche représente trois synergies, chacune composée de cinq profils d'activation (un pour chaque muscle). Chaque muscle est représenté par une couleur (muscle 1, rouge ; muscle 2, vert ; muscle 3, bleu ; muscle 4, cyan ; muscle 5, rose). Les synergies sont activées par un coefficient a_i qui multiplie chaque courbe en amplitude, et un coefficient t_i qui décale chaque courbe dans le temps. Les coefficients a_i et t_i sont propres à chaque synergie w_i , et varient en fonction des essais (inputs contrôlés). (Modifié à partir de (Delis, 2013)).

1.1.3. Caractérisation des modèles

Les modèles décrits précédemment relèvent d'hypothèses différentes concernant la nature et la quantité des variables stockées (i.e. les synergies musculaires) et contrôlées (i.e. les coefficients d'activation). Ces différents points de vue, qui dépendent des protocoles utilisés, rendent difficile la comparaison entre études, et ainsi le pouvoir de généralisation de chacun des modèles. Un objectif de notre

travail consiste à tenir compte de ces différences pour développer un modèle généralisable pouvant produire une analyse pertinente de tous les mouvements du moteur humain.

Une comparaison des trois modèles présentés a été réalisée sur une tâche simple de flexion/extension du bras dans le plan horizontal et vertical (Chiovetto et al., 2013), afin d'éclaircir les implications particulières de chacun de ces modèles.

La décomposition en synergies spatiales, met en évidence deux invariants caractérisant chacun un muscle principal du mouvement (Biceps vs Triceps) (Figure 5). Des résultats similaires obtenus après l'enregistrement de seize muscles sur la même tâche, décrivent deux synergies associées elles-aussi chacune à l'activation d'un des muscles principaux (triceps et biceps) (Cheung et al., 2009a).

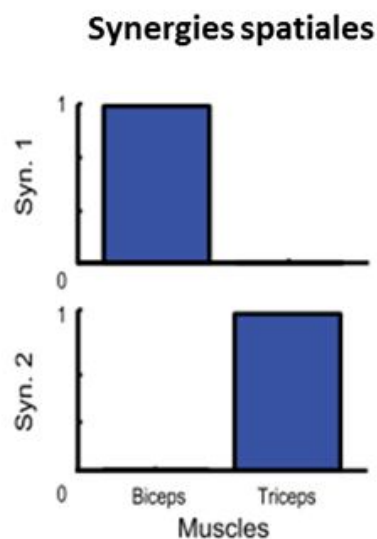


Figure 5 : Synergies spatiales extraites sur l'enregistrement de deux muscles (Biceps et Triceps) lors d'un mouvement de flexion extension du bras dans les plans vertical et horizontal (Chiovetto et al (2013))

La décomposition en synergies temporelles fait apparaître trois phases dans l'organisation temporelle du mouvement. Schématiquement : la première phase

du mouvement (coïncidant avec la première bouffée d'activation du muscle agoniste) produit l'impulsion nécessaire pour initier le mouvement ; la seconde phase (bouffée de l'antagoniste) permet d'arrêter le mouvement au temps voulu ; enfin la troisième phase (seconde bouffée de l'agoniste) permet de stabiliser le mouvement à la fin. Cette solution en trois temps (ou pattern triphasique) est décrite pour de nombreux mouvements (mouvement du bras (Berardelli et al., 1996), balance rapide du corps (Hayashi, 1998), « whole body reaching » (Chiovetto et al., 2010, 2012)) suggérant la présence d'un module temporel robuste et indépendant de l'effecteur.

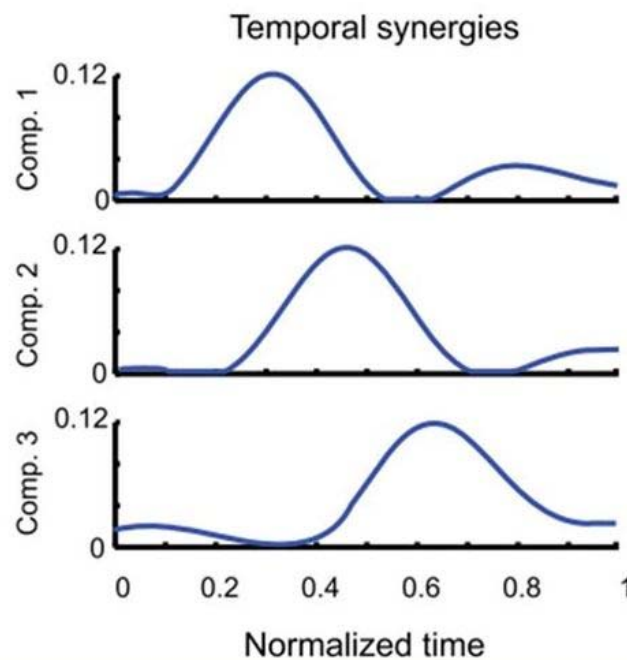


Figure 6 : Synergies temporelles extraites sur l'enregistrement de deux muscles (*Biceps et Triceps*) lors d'un mouvement de flexion extension du bras dans les plans vertical et horizontal (Chiovetto et al (2013))

Curieusement, les traces couramment obtenues lors de la décomposition de mouvement en synergies temporelles ont une forme similaire : un même pic, mais décalé dans le temps, pour chaque composante (cf Figure 6). Cette observation a conduit certains auteurs (d'Avella et al., 2003)) à penser l'organisation des

mouvements complexes à partir de pics d'amplitudes activés par deux coefficients : un décalage dans le temps et une modulation d'amplitude. Dans l'étude du mouvement de flexion et extension du bras (Chiovetto et al., 2013), deux synergies spatiotemporelles suffisent pour reconstruire l'activité électromyographique initiale. Ces synergies sont caractérisées par un pic d'activité (bande rouge, Figure 7) pour chaque muscle (Biceps et Triceps). Les deux synergies diffèrent par l'ordre d'apparition de ces bouffées : activation du Biceps puis du Triceps dans la synergie 1 et inversement dans la synergie 2. Ces profils d'activation montrent que les synergies spatiotemporelles extraites encodent chacune une direction du mouvement (flexion et extension respectivement). Ces résultats sont cohérents avec ceux d'études antérieures montrant une modulation des synergies spatiotemporelles en fonction des conditions expérimentales, comme la direction du mouvement lors de tâches de pointage (D'Avella et al., 2006, 2008, 2011).

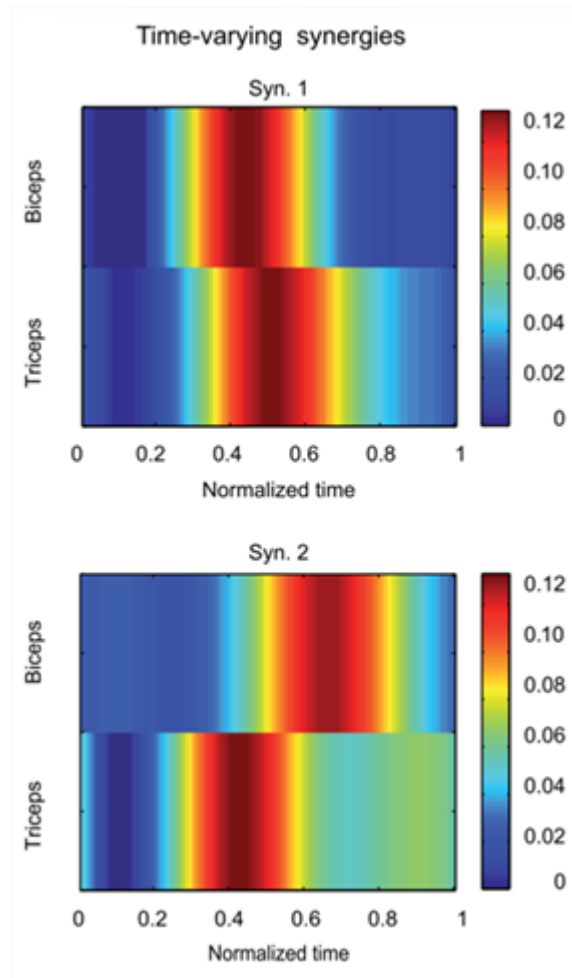


Figure 7 : Synergies spatiotemporelles (Syn. 1 et Syn. 2) extraites à partir d'un mouvement de flexion extension du bras dans les plans vertical et horizontal, dans l'étude de Chiovetto et al (2013). Chaque muscle est représenté dans chaque synergies et les couleurs représentent le niveau d'activation de ces muscles.

En résumé, chaque modèle de décomposition produit des invariants aux fonctionnalités différentes: les synergies temporelles décrivent des phases temporelles du mouvement, les synergies spatiales des groupes de muscles (Biceps vs Triceps) et les synergies spatiotemporelles un mouvement spécifique (Flexion vs Extension). Par conséquent le modèle de synergies choisi détermine la fonction attribuée aux synergies, posant le problème du pouvoir de généralisation de ces modèles.

1.1.4. Le modèle Espace×Temps

Une étude récente a proposé un modèle de synergies musculaires tenant compte des spécificités de chacun des algorithmes précédents (« *space-by-time model* » (Delis et al., 2014)). Les quatre modèles sont illustrés dans la Figure 8.

Le modèle Espace×Temps postule l'existence de deux types d'invariants : spatiaux (définis comme dans le modèle spatial pur) et temporels (définis comme dans le modèle temporel pur). Son utilisation permet un retour aux synergies spatiales et temporelles décrites précédemment pour une comparaison aisée avec les résultats antérieurs. De plus la combinaison de synergies spatiales et temporelles facilite un retour aux synergies spatiotemporelles. Toutefois ce modèle, contrairement au modèle spatiotemporel, tient compte des dimensions spatiales et temporelles séparément et ainsi combine les paires de modules entre elles avec des coefficients différents.

Enfin ce modèle est plausible biologiquement puisque l'existence de ces deux formes séparées de synergies a été prouvée par de nombreuses études (synergies spatiales : (Tresch et al., 1999b; Bizzi et al., 2008) ; synergies temporelles : (Ivanenko et al., 2004; Grasso et al., 2008; Lacquaniti et al., 2012)).

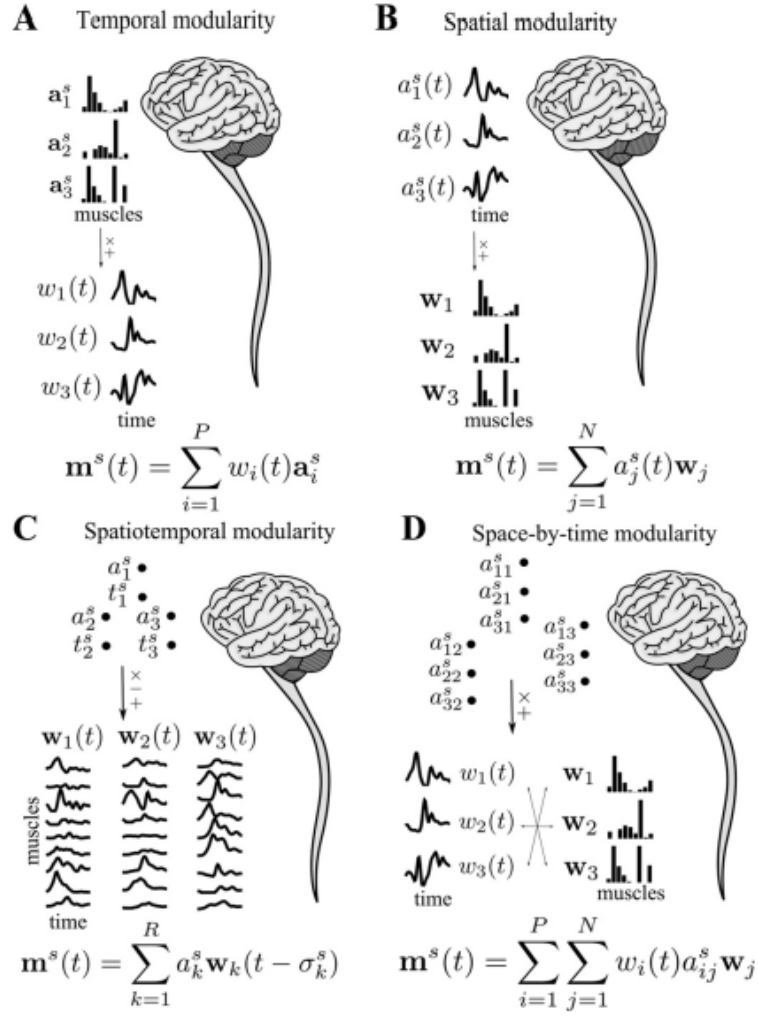


Figure 8 : Représentation schématique des quatre modèles principaux de décomposition en synergies musculaires. A : décomposition temporelle dans laquelle les synergies w_i sont des profils temporels et les coefficients a_i des niveaux d'activation. B : décomposition spatiale dans laquelle les synergies w_j sont des niveaux d'activation et les coefficients a_j des profils temporels. C : décomposition spatiotemporelle dans laquelle les synergies w_k sont composées d'un profil temporel par muscle, et activées par deux coefficients : un décalage dans le temps (σ_k) et une modulation d'amplitude (a_k). D : modèle Espace×Temps (Delis et al (2014) « space-by-time model ») deux types de synergies (spatiales w_j et temporelles w_i) sont combinées entre elles par des coefficients d'activation a_{ij} .

Dans le modèle Espace×Temps, chaque paire de modules (temporel $w_i(t)$ et spatial w_j) est activée par un coefficient d'activation a_{ij} . Ce modèle est décrit par l'équation suivante :

$$\mathbf{m}^s(t) = \sum_{i=1}^P \sum_{j=1}^N w_i(t) a_{ij}^s w_j + residual$$

Où $w_i(t) \in \mathbb{R}_+^{T \times 1}$ et $w_j \in \mathbb{R}_+^{1 \times M}$ sont respectivement le i-ème module temporel et le j-ème module spatial activés par le coefficient d'activation $a_{ij}^s(t) \in \mathbb{R}_+$ dépendant de l'essai s et du temps t. P et N correspondent au nombre total de modules temporels et spatiaux respectivement. Les détails de l'implémentation de ce modèle sont présentés dans la partie Méthodes de l'étude 1.

1.1.5. Données comportementales à l'appui de la théorie

Les synergies musculaires sont principalement étudiées par la recherche de régularités dans des enregistrements EMG chez l'Homme et l'animal. Pour extraire ces invariants (ou synergies musculaires), on applique sur les enregistrements EMG un algorithme de réduction de dimensionnalité (e.g. NMF) associé à un modèle mathématique décrivant la nature des modules recherchés (spatiaux, temporels, etc.).

La qualité de la décomposition en synergies est ensuite évaluée en comparant signaux musculaires enregistrés et signaux reconstruits. La métrique classiquement utilisée pour cette évaluation est la "variance expliquée" (VAF, Variance Accounted For). La VAF quantifie, dans les enregistrements EMG, le pourcentage de variabilité pouvant être reproduite par la décomposition en synergies. Ainsi une valeur élevée de VAF indiquera une bonne reconstruction des enregistrements musculaires par les synergies extraites, et donnera du crédit à la décomposition considérée. Cette métrique va aussi permettre la sélection du plus petit nombre de synergies expliquant au mieux les données enregistrées. Cette sélection s'effectue par différents critères (selon les études) se basant sur l'observation de la courbe de progression de la VAF (Figure 9) : le dépassement d'un seuil (en général 0.9) (Torres-oviedo et al., 2006), ou la détection du

changement de pente le plus important (« elbow ») (Cheung et al., 2005), ou encore le point à partir duquel l'ajout d'un module supplémentaire ne produit pas une augmentation du niveau de VAF de plus de 75% du niveau de chance (Cheung et al., 2009b).

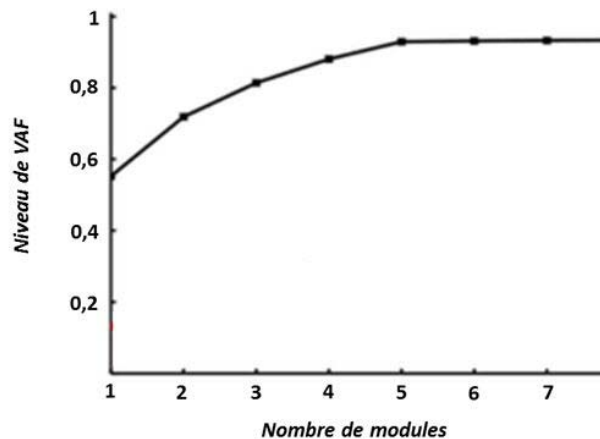


Figure 9 : Exemple de l'évolution de la valeur VAF en fonction du nombre de modules sélectionnés (1 à 7).

Une étude pionnière, validant l'existence des synergies musculaires par la métrique VAF, montre que des stimulations cutanées d'une patte arrière de grenouille produisent des mouvements pouvant être reconstruits par un ensemble réduit de synergies spatiales (Tresch, Saltiel, & Bizzi, 1999). De plus, des micro-stimulations exercées au niveau de la moelle épinière de grenouilles spinalisées, produisent des synergies similaires à celles générées par l'animal lors de mouvements volontaires, ceci renforçant la plausibilité du modèle utilisé. Des observations similaires ont été faites pour le modèle spatiotemporel, montrant qu'un petit nombre de ces modules reconstruit les activations musculaires enregistrées pour des mouvements de saut chez la grenouille, dans différentes directions (d'Avella et al., 2003). Le recrutement de ces synergies dépend directement de la cinématique du mouvement réalisé. Ces études ont été étendues avec succès à l'explication par décomposition en synergies, d'une large variété de mouvements du répertoire moteur naturel de la grenouille (d'Avella and Bizzi, 2005).

L'étude des mouvements du primate a également montré la présence d'ensembles restreints de synergies reconstruisant une large variété de mouvements de saisie (Overduin et al., 2008). En particulier, l'animal était capable de s'adapter à la forme et à la taille de l'objet, en modulant l'activation et le timing de trois synergies extraites. Ce résultat met également en évidence la présence d'une modulation simultanée des dimensions spatiales et temporelles des synergies et suggère le contrôle de ces deux dimensions.

Ces régularités ont également été observées chez l'humain. Lors d'un mouvement de pointage avec différentes directions et vitesses, les activations musculaires enregistrées ont été reconstruites par un petit ensemble de synergies, semblables entre les sujets (D'Avella et al., 2006; d'Avella et al., 2008). Les fonctions d'équilibration humaines s'expliquent également par un petit ensemble de synergies spatiales (Torres-Oviedo and Ting, 2007). De plus les différences observées entre les conditions expérimentales (différentes directions de perturbations) étaient corrélées aux coefficients d'activation (i.e. à la modulation des synergies). La même équipe montre qu'une modulation de la position de départ dans une tâche de maintien de l'équilibre ne modifie pas significativement les synergies extraites (Torres-Oviedo and Ting, 2010). Toutefois, dans certaines conditions, un module devait être ajouté pour reconstruire correctement les enregistrements EMG. Comme différentes configurations segmentaires sont associées à différents types d'entrées sensorielles, la robustesse des synergies à travers ces modifications prouve que les modules observés ne sont pas purement déterminés par un pattern spécifique de stimulations sensorielles. Au contraire, les différentes réponses posturales enregistrées seraient produites par une modulation du niveau d'activation des synergies en fonction du contexte de la tâche, ce qui pourrait impliquer les centres supraspinaux.

L'importance de la dimension temporelle est révélée par l'étude de la locomotion humaine. Cinq modules temporels reconstruisaient les activités musculaires enregistrées sur tout le corps lors de la marche (Ivanenko et al., 2004). De plus, ces synergies étaient robustes entre les différentes vitesses de marche, et poids gravitationnels (Ivanenko et al., 2003). Ces mêmes résultats ont été rapportés

pour d'autres moyens de locomotion comme courir (Cappellini and Ivanenko, 2006) ou pédaler (Hug et al., 2011). L'existence de modules temporels au niveau spinal, impliqués dans le contrôle d'activités rythmiques comme la locomotion, n'est pas nouvelle. En effet, de nombreuses études antérieures démontrent l'existence dans la moelle épinière de réseaux de neurones pouvant produire des mouvements rythmiques et coordonnés, sans intervention corticale (« Central Pattern Generator » (Grillner and Rossignol, 1978; Lacquaniti et al., 1999)).

Les régularités observées dans les signaux EMG de beaucoup d'espèces soutiennent l'existence des synergies musculaires. Toutefois, la compréhension de l'implémentation potentielle de cette organisation modulaire dans le SN nécessite le couplage de ces techniques avec des enregistrements neuraux.

1.1.6. Données neurales à l'appui de la théorie

Plusieurs études récentes montrent un lien entre différentes structures du SNC et les synergies musculaires extraites à partir des enregistrements EMG. Les résultats majeurs sont présentés dans cette partie.

Le cortex moteur semble jouer un rôle important dans le contrôle des synergies musculaires, en accord avec ce que postule la théorie de la modularité. En effet, une corrélation significative a été trouvée entre la décharge de neurones individuels du cortex moteur du singe et la modulation de synergies temporelles lors d'une tâche de pointage (Holdefer and Miller, 2002). De plus, la corrélation entre décharge des neurones et synergies était plus forte qu'entre décharge des neurones et signaux EMG bruts. Des études plus récentes montrent que l'activation séquentielle de populations de neurones dans le cortex moteur du chat initie et modifie l'activité d'un petit nombre de synergies musculaires (Yakovenko et al., 2011). En renfort de cette idée, (Overduin et al., 2012) montre que des micro stimulations de régions spécifiques du cortex moteur de macaques rhesus engendrent des invariants spatiaux similaires aux patterns observés pendant des mouvements naturels d'atteinte d'objets. Les mêmes auteurs ont

récemment extrait deux ensembles séparés de synergies spatiotemporelles des données musculaires d'une part et corticales (cortex moteur du macaque rhesus) de l'autre, lors d'une tâche de saisie d'objets (Overduin et al., 2015). Les résultats montrent la présence d'importantes propriétés communes entre ces deux décompositions modulaires (e.g. dimensionnalité, timing et amplitude) et renforcent le lien entre cortex moteur et synergies musculaires.

Des études de lésions à différents niveaux chez la grenouille démontrent l'implication des régions spinales et sous-corticales. Le bulbe rachidien et la moelle épinière sont suffisants pour la production d'un nombre important de synergies musculaires, mais pas de toutes celles observées lors de mouvements naturels (Roh et al., 2011). De plus, (Hart and Giszter, 2004) montrent, chez la grenouille décérébrée, que la conservation du tronc cérébral produit des groupes d'activations musculaires plus focalisés et des comportements plus riches.

Chez l'humain, l'approche principale permettant d'apporter des preuves neurales à l'existence des synergies musculaires étudie le comportement de patients avec lésions cérébrales. Une étude récente (Cheung, Piron, et al., 2009) montre que les synergies spatiales extraites pour des mouvements du bras de patients post-AVC (lésions dans les aires corticales motrices) sont similaires entre le bras affecté et le bras non affecté. Les synergies étaient robustes entre les sujets (malgré différentes positions de lésion), seuls leurs recrutements variaient. Des observations similaires ont été faites pour une atteinte du membre inférieur (Clark et al., 2010). Dans leur ensemble, ces résultats suggèrent un stockage des synergies musculaires dans les structures sous corticales (tronc cérébral) et/ou spinales. Après un AVC, des commandes descendantes altérées, provenant des aires supraspinales, généreraient un comportement moteur anormal par une « mauvaise » activation des synergies stockées. Les altérations de la locomotion chez des patients post-AVC se traduisent par l'extraction d'un nombre plus restreint de synergies que chez les sujets sains (Clark et al., 2010). Cette restriction proviendrait de la fusion (ou co-activation) de synergies existantes chez les sujets sains.

Une approche alternative étudie l'organisation spatiotemporelle de la moelle épinière humaine, en produisant un « mapping » entre activités musculaires et positions des motoneurones alpha associés. Dans ce cadre, l'implémentation spinale des synergies musculaires a été étudiée pour différentes conditions de locomotion chez l'humain (Ivanenko et al., 2006). L'enregistrement de 32 muscles, pour différentes vitesses de marche, montre une activation des motoneurones en bouffées temporellement alignées le long de différents segments spinaux (Figure 10). L'organisation spinale du mouvement peut être décrite par cinq bouffées principales (partie basse de la Figure 10) correspondantes à des évènements cinématiques précis du cycle locomoteur : (1) la pose du pied, (2) l'appui sur le sol, (3) la stabilisation du tronc pendant la phase de double-appui, (4) le décollage du pied, (5) l'impact du talon.

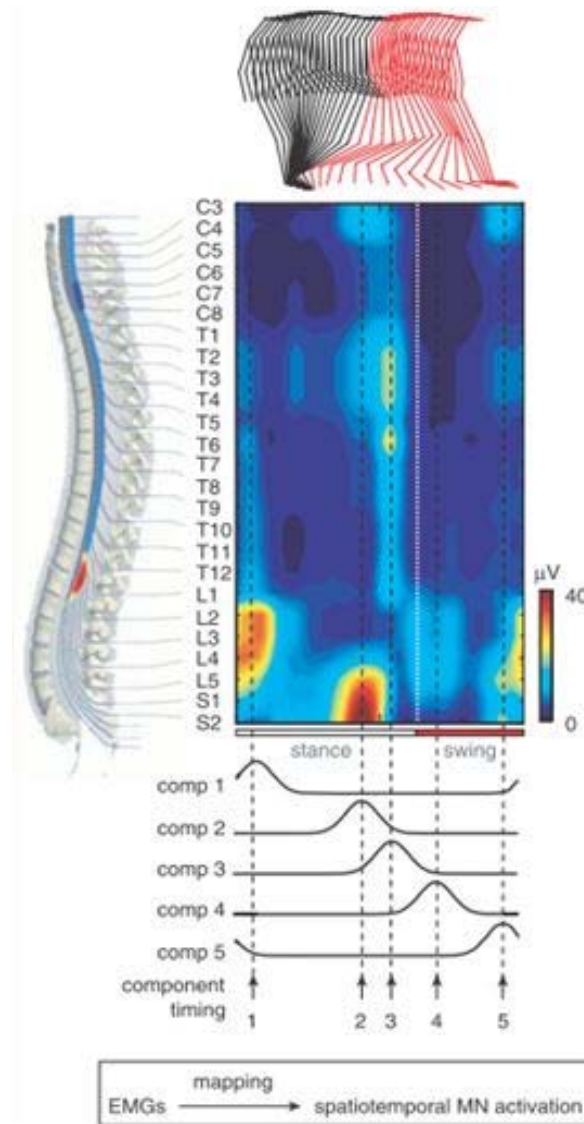


Figure 10 : Illustration du « mapping » entre position des motoneurones α (le long de l'axe rostro-caudal de la moelle épinière humaine) et activités musculaires enregistrées (Ivanenko et al, 2006) lors d'une tâche de marche sur tapis roulant. Cinq modules temporels extraits de ces activations sont représentés dans la partie basse de la figure.

Cette étude suggère une organisation spatiotemporelle spinale permettant le stockage de synergies temporelles. En outre, elle fait un lien direct entre les synergies et des variables cinématiques, permettant un premier pas vers une approche fonctionnelle des synergies musculaires.

Malgré les nombreuses études apportant un soutien à l'hypothèse des synergies musculaires, des critiques subsistent et permettent encore de douter de la réalité biologique de tels modules. Par exemple, certains auteurs suggèrent que les régularités observées ne pourraient être que des épiphénomènes émergeant de contraintes biomécaniques ou méthodologiques (Kutch et al., 2008; Kutch and Valero-Cuevas, 2012). Ces auteurs montrent que des synergies musculaires peuvent être extraites de signaux générés par simulation sans que le contrôleur ne se servent d'invariants (Kutch and Valero-Cuevas, 2012). De plus, lors d'une tâche de production de force avec le doigt, une décomposition des enregistrements musculaires en synergies s'est révélée impossible (Valero-Cuevas et al., 2009). Ces études permettent de soulever des doutes quant à l'existence d'une organisation centrale du mouvement en synergies musculaires. Toutefois, elles se limitent à l'étude des EMG de la main dont l'organisation est particulière, et pourrait relever de mécanismes complémentaires. Ces études proposent un point de vue alternatif crucial pour comprendre la modularité dans le contrôle moteur, mais ne permettent pas de falsifier l'hypothèse en révélant l'inexistence d'une telle organisation. Elles mettent en évidence, en particulier, la faiblesse d'une approche des synergies musculaires limitée à la recherche de régularités capables de reconstruire les signaux enregistrés. En effet, l'essentiel des études présentées analyse l'idée des synergies en termes d'activations musculaires via la métrique VAF. L'utilisation de cette métrique suppose qu'une bonne reconstruction des activités musculaires, détermine la qualité de la décomposition en synergies et sa capacité à expliquer les mouvements réalisés. Cette hypothèse est pourtant non triviale. En effet, la dynamique non linéaire du système musculo squelettique fait qu'un lien linéaire entre entrée et sortie n'existe pas, et qu'une petite différence en entrée peut donner lieu à une grande différence en sortie.

Par conséquent, l'évaluation des synergies ne doit pas se limiter au niveau musculaire, mais doit prendre en compte le niveau de la tâche. En effet, si le SN utilise effectivement des synergies musculaires pour la production du mouvement, ces modules doivent constituer une représentation du mouvement à

la fois au niveau des actuations (approximation des activités musculaires) mais aussi au niveau fonctionnel (discrimination des tâches effectuées).

1.1.7. Evaluation fonctionnelle des synergies

La fonctionnalité des synergies est généralement estimée à posteriori en étudiant la dépendance des coefficients d'activation de chaque synergie aux conditions expérimentales (direction de mouvements, amplitude de force...etc.). Généralement, chaque synergie est corrélée à une tâche spécifique en fonction de la plus grande valeur d'activation observée. Ainsi, dans une tâche de pointage, l'activation temporelle des synergies musculaires reflète la direction du mouvement (d'Avella et al., 2013).

Une approche alternative intègre dans la procédure d'extraction, à la fois les signaux EMG enregistrés et des paramètres relatifs à la tâche (e.g. direction du mouvement, déplacement du CdP). Chaque composante extraite est constituée de deux éléments qui sont confrontés: une synergie musculaire et l'évolution en fonction du temps d'une variable cinématique. Cette méthode a été utilisée pour l'analyse de tâches posturales chez l'humain (Chvatal et al., 2011) et le chat (Ting and Macpherson, 2005; Torres-oviedo et al., 2006). Dans ces études, la variable de la tâche était la force de pression mesurée sous les pieds des sujets, pendant la réaction à des perturbations inattendues de la surface de support. Les résultats montrent qu'un nombre restreint de synergies dites « fonctionnelles » reconstruisent les enregistrements musculaires. De plus, ces synergies sont robustes entre les sujets et les conditions expérimentales (Torres-oviedo et al., 2006; Chvatal et al., 2011). Cette approche, bien qu'apportant des réponses nouvelles et intéressantes pour la question des synergies musculaires, présente certaines limites. L'utilisation de la méthode NMF, biologiquement plausible pour l'activation musculaire (« pull only » mécanisme), l'est beaucoup moins pour la plupart des variables de la tâche pouvant être introduites dans le modèle. De plus, cette approche attribue des coefficients d'activation identiques pour les synergies

et les variables de la tâche. Le lien entre activations musculaires et variables de la tâche étant fortement non-linéaire, l'utilisation de mêmes coefficients pour ces deux formes de modulation est peu plausible biologiquement.

Une autre technique développée pour approximer la fonctionnalité des synergies consiste à utiliser les enregistrements EMG reconstruits pour piloter un modèle du corps humain reproduisant le système musculosquelettique (Neptune et al., 2009; McGowan et al., 2010; Allen and Neptune, 2012). L'objectif est ensuite de sélectionner la décomposition qui minimise la différence entre le mouvement enregistré et la simulation produite. La cinématique de la marche, et la force de réaction du sol ont été ainsi correctement reproduites par cinq modules dans une analyse 2D (Neptune et al., 2009), et six modules dans une analyse 3D (Allen and Neptune, 2012). Des simulations additionnelles révèlent la robustesse des synergies extraites pendant la marche sous différentes contraintes mécaniques (McGowan et al., 2010).

Ces résultats confirment l'idée que chaque module extrait est associable à une spécificité biomécanique fonctionnelle (par exemple : support, propulsion en avant, levée de la jambe, balancement). Toutefois aucune de ces techniques ne permet une évaluation fonctionnelle précise des synergies extraites.

Une métrique complémentaire de la VAF a récemment été proposée, afin d'évaluer pour chaque essai la capacité des synergies à reconstruire les tâches effectuées (Delis et al., 2013b). Cette métrique utilise un algorithme de classification (« Linear Discriminant Analysis », LDA) estimant la capacité des coefficients d'activation à déterminer la tâche réalisée par les sujets à chaque essai (Figure 11). Une description détaillée de cette technique se trouve dans la partie Matériels et Méthodes de l'Etude 1.

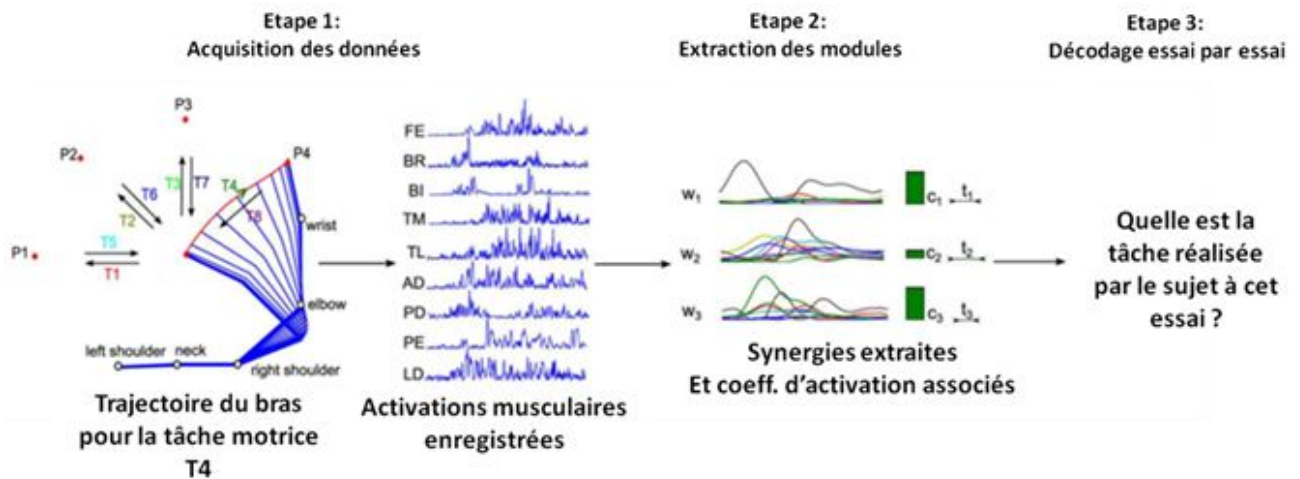


Figure 11: Illustration de la procédure de décodage de chaque essai à partir des coefficients d'activation (dépendants de l'essai) pour chaque synergie musculaire (invariant). Ici, les activités musculaires sont enregistrées pour des mouvements de pointage d'une cible centrale vers des cibles extérieures (quatre cibles: P1, P2, P3, P4). Des synergies spatiotemporelles sont extraites via NMF, et les coefficients d'activation associés sont utilisés pour décoder la tâche essai par essai (i.e. retrouver le mouvement réalisé).

La mise à l'épreuve de cette méthode sur une tâche de pointage de cible (Figure 11) montre, comme les études antérieures, la possibilité de décomposer les signaux EMG en un nombre restreint de synergies musculaires. Les coefficients d'activation associés retrouvent correctement la tâche réalisée pour chaque essai (Performance de décodage: de 64% à 74% selon les sujets ; pour comparaison : niveau de chance = 12,5%). L'analyse approfondie du décodage montre que chaque synergie détermine plus particulièrement un type de mouvement. Par exemple, dans l'étude de (Delis et al., 2013a) les synergies S2 et S4 (cf Figure 12) codent principalement les mouvements du centre vers l'extérieur (T1, T2, T3, T4), tandis que les synergies S1 et S3 rendent compte des mouvements de l'extérieur vers le centre (T5, T6, T7, T8). La classification détaillée obtenue par l'algorithme sur la base de ces couples de synergies est illustrée en Figure 12. Chaque point représente un essai ; si ce point, et la région dans laquelle il est positionné, sont de la même couleur, alors le décodage sur la base des deux synergies considérées est correct. Ces graphiques montrent la performance élevée de la métrique de

décodage, et en particulier la spécificité fonctionnelle de chaque couple de synergies. Par exemple le couple S2-S4 produit une performance de décodage élevée pour les zones rouge, jaune et vertes (T1, T2, T3, T4).

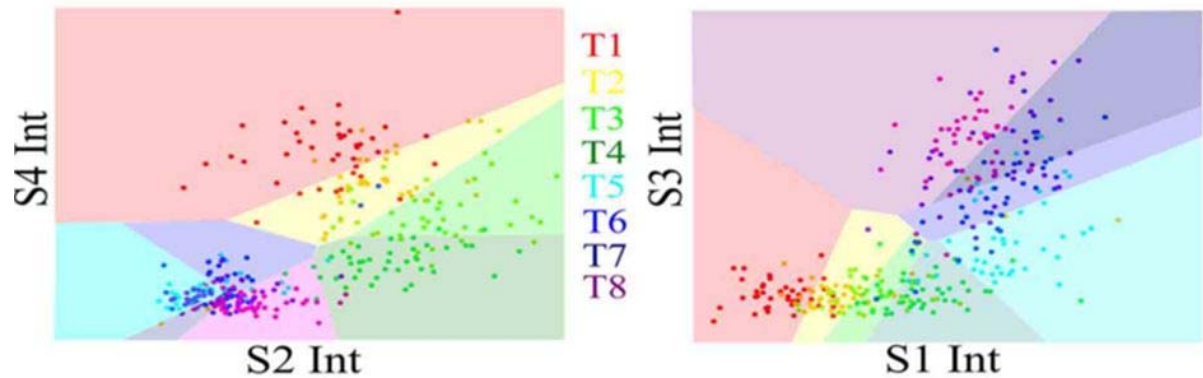


Figure 12 : Résultats du décodage des huit tâches de pointage de l'étude de (Delis et al, 2013b), sur la base de l'intégrale des coefficients d'activations associés à chaque synergie (S1, S2, S3, S4). Pour permettre une représentation claire, les résultats de décodage sont présentés dans deux espaces 2D (S4 int – S2 int et S1 int – S3 int). Chaque point correspond à un essai décodé et sa couleur indique la tâche réelle qui lui est associée (T1, T2, T3, T4, T5, T6, T7 ou T8). Pour chaque graphique, l'algorithme de classification divise l'espace en huit régions, chacune associée à une tâche motrice. Si un point et la région dans laquelle il est positionné sont de la même couleur, alors le décodage sur la base des deux synergies considérées est correct.

L'ajout de cette métrique dans l'analyse des synergies a également permis d'améliorer la précision de la sélection du plus petit nombre de modules (étape importante dans l'évaluation de la réduction de dimensionnalité) nécessaires à la reconstruction des signaux EMG. En effet, l'évaluation fonctionnelle des synergies tient compte uniquement de la variabilité utile des signaux EMG (séparée du bruit lié à l'enregistrement) pour la réalisation de la tâche.

La simplicité de la tâche utilisée dans l'étude de (Delis et al, 2013b) a permis de tester l'efficacité de cette métrique. Toutefois la validation ou la falsification de l'hypothèse des synergies musculaires ne peut faire l'économie d'une étude conduite sur un plus grand nombre de tâches motrices et de muscles, afin de tester la généralisation de la méthode d'extraction et de la théorie.

1.1.8. But de l'étude

Le but de cette première partie expérimentale est d'utiliser les méthodes développées et testées précédemment (performance de décodage et unification des modèles de synergies : modèle Espace×Temps) pour mettre à l'épreuve l'hypothèse des synergies musculaires (falsification ou validation).

Nous tenterons de répondre à la question suivante : l'exécution d'une tâche complexe en conditions variées est-elle compatible avec l'extraction et l'évaluation musculaire et fonctionnelle d'un nombre restreint de synergies musculaires ?

1.2. Décision motrice et redondance extrinsèque

Cette deuxième partie expérimentale s'intéresse aux processus décisionnels sous-tendant le comportement humain. En particulier aux liens potentiels entre redondance (interne et externe), stratégie motrice et processus décisionnels.

Nous présenterons d'abord les résultats d'étude de la prise de décision comme un processus métacognitif. Nous procéderons ensuite à l'analyse de travaux spécifiques étudiant la décision motrice. Nous reviendrons en particulier sur les notions génériques de récompense et de motivation ainsi que sur la nature des valeurs guidant potentiellement la génération d'actes quotidiens (e.g. saisir un objet). Nous questionnerons enfin l'organisation centrale de la coordination entre équilibre et mouvement volontaire, et son lien avec les mécanismes de décision décrits précédemment.

1.2.1. La décision neuroéconomique

L'étude de la décision comme un processus métacognitif a principalement été réalisée dans le cadre de la neuroéconomie. La neuroéconomie est un champ de recherche au croisement de l'économie et des neurosciences cognitives qui étudie l'influence des facteurs cognitifs et émotionnels dans les prises de décisions, qu'il s'agisse d'investissement, d'achat, de prise de risque ou de consommation (Glimcher et al., 2009).

Les protocoles proposent en général à un sujet, assis face à un écran, différentes options entre lesquelles il doit choisir. Les informations à sa disposition sont les conséquences possibles de chacun des choix (récompenses ou pénalités) et la probabilité d'apparition de ces conséquences, qui peut lui être donnée explicitement ou qu'il devra découvrir au cours des essais (Kahneman and Tversky, 1979). Selon cette approche, ces informations permettent de produire un comportement rationnel, c'est à dire de sélectionner les réponses maximisant

la récompense associée. Pour exemple, la fameuse *Iowa Gambling Task*, qui mêle récompense à court terme et à long terme, est régulièrement utilisée pour étudier les capacités de prise de décision socio-économiques de la vie courante (Visser et al., 2011). Dans un jeu de quatre tas de cartes (Figure 13) chaque carte est associée à une récompense ou une pénalité pécuniaire et l'objectif est de gagner le maximum d'argent. Les quatre tas diffèrent par la probabilité qu'une carte soit gagnante ou perdante. Deux tas sont perdants (avec plus de chances de tomber sur une carte perdante), les deux autres tas sont gagnants.

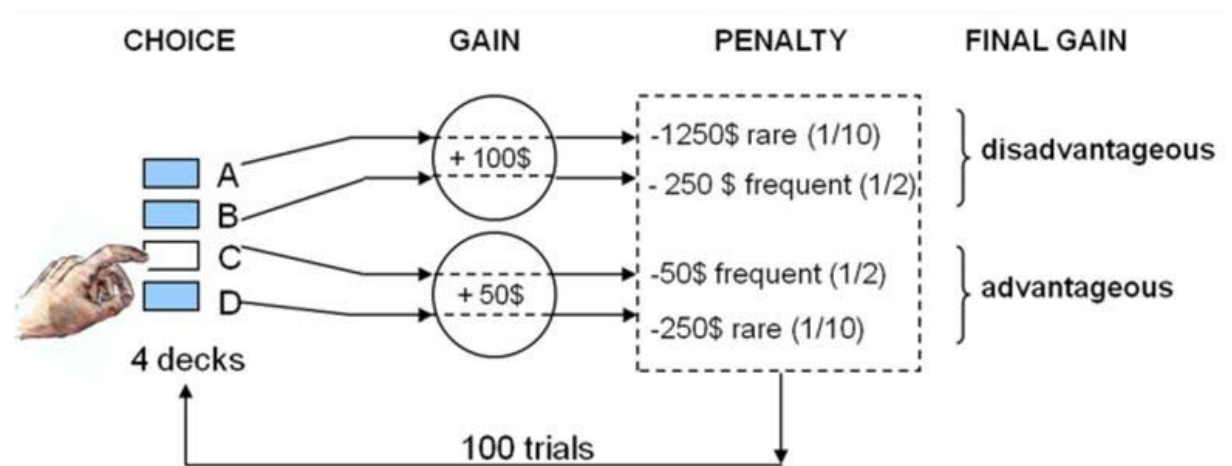


Figure 13: Schéma du paradigme de Iowa Gambling Task (d'après Visser et al, 2011)

Les résultats montrent que la plupart des participants optimisent leur comportement (i.e. maximisent la quantité d'argent obtenue) après quelques essais, en tenant compte des spécificités de chacun des tas de cartes. A l'inverse, certains patients (en particulier en cas de lésion orbito-frontale) persistent à prendre des cartes dans les mauvais tas tout au long de l'expérience.

L'étude de cette tâche, couplée à l'emploi de techniques d'imagerie cérébrales, a mis en évidence des zones neurales impliquées dans le processus de prise de décision. Les structures principales recouvrent plusieurs aires du cortex préfrontal (en particulier, le cortex préfrontal ventro-médian, le cortex

orbitofrontal, le cortex cingulaire antérieur, et le cortex préfrontal dorsolatéral) et des zones sous corticales comme l'amygdale, l'insula, le striatum (Visser et al., 2011).

Toutefois, d'autres travaux montrent que, dans certaines conditions, le comportement des sujets sains face à ce type de tâche "économique" n'est pas celui d'un agent idéal favorisant la maximisation systématique des récompenses (Simon, 1957; Kahneman and Tversky, 1979). En particulier, (Knill et al., 1996) montrent dans une tâche de loterie que, lorsque la probabilité associée à chaque récompense est donnée explicitement, le comportement humain se rapproche de celui de cet agent idéal. La délibération logico-déductive s'impose lorsque le sujet a une connaissance directe des conséquences. Au contraire, quand ces conséquences ne sont pas définies explicitement par le protocole, le sujet n'a accès qu'à une approximation du risque associé, et il produit un comportement sous-optimal, incluant une aversion exagérée à la perte d'argent. Ces résultats suggèrent que dans le cas d'un scénario plus proche des actions quotidiennes, où l'indétermination est présente et difficilement formalisable numériquement, la part logico déductive de la prise de décision est contaminée par des facteurs implicites de type sensorimoteurs (e.g. aversion à la perte, état émotionnel).

Par ailleurs, l'étude introduit la notion de risque qui est généralement définie comme un danger éventuel, plus ou moins prévisible, propre à l'option sélectionnée. En contrôle moteur la notion de risque se réfère en général au danger de ne pas réaliser la tâche avec succès (risque de manquer la cible) ou bien mettant directement en cause l'intégrité physique du corps (risque de chuter). Dans ce manuscrit nous utiliserons la notion de risque extrinsèque pour faire référence à un danger provenant de l'extérieur (e.g. taille de la cible, probabilités de recevoir de l'argent). En opposition, le risque intrinsèque renverra à un danger lié au système sensorimoteur humain (e.g. variabilité de la commande, risque de chute).

1.2.2. Perception, Cognition et Action : un ensemble cohérent

Par le langage, la pensée réflexive, le raisonnement de type logico déductif et la délibération selon un monologue intérieur, l'individu peut prendre des décisions de nature métacognitive. Toutefois, le chapitre précédent met en lumière l'influence chez l'homme de facteurs internes implicites et la difficulté d'agir grâce à la raison et l'entendement lorsque le protocole ne fixe plus expressément la conséquence des options sélectionnées. En outre, des études récentes montrent l'implication, dans le processus décisionnel, de substrats nerveux habituellement responsables de la production d'action (i.e. mécanismes inconscients qu'il est impossible de décrire explicitement via l'introspection ou le rapport verbal). Cette hypothèse n'est pas totalement nouvelle après l'étude célèbre de B Libet (Libet et al., 1982) montrant (par le readiness potential en EEG) des activités corticales préparatoires du cerveau 500 ms avant la prise de conscience d'une volonté d'agir (Haggard et al., 2002). Une revue non-exhaustive des principaux résultats renforçant les idées de cognition motrice et de prise de décision s'appuyant sur la sensorimotricité est proposée ci-dessous.

L'étude des régions corticales associées à la prise de décision montre une large dispersion des activités à l'ensemble du cerveau, incluant notamment des aires corticales et sous corticales traditionnellement responsables du contrôle sensorimoteur. Par exemple, l'activité de certains neurones est corrélée à la fois aux récompenses associées à chaque décision et à la direction des mouvements (Glimcher, 2003). De plus, les variables cognitives, sensorielles ou motrices de la prise de décision sont représentées dans le cortex préfrontal (Hoshi et al., 2000), le cortex pré moteur (Hoshi and Tanji, 2000; Cisek and Kalaska, 2005), FEF (Frontal Eye Field) (Gold and Shadlen, 2000) et le LIP (Cortex intra parietal lateral) (Platt and Glimcher, 1997). L'implication d'aires principalement motrices dans le processus décisionnel supporte l'idée d'une dépendance des mécanismes décisionnels aux sorties motrices.

D'un point de vue évolutionniste, la structure du système nerveux humain est en grande partie similaire à celle des animaux (Butler and Hodos, 2005). Des parties comme le néocortex ont des homologues chez les non-mammifères (Medina and Reiner, 2000). De plus, suivant (Deacon, 1990), l'évolution ne consiste pas en l'ajout et la superposition de nouvelles aires, mais en la différenciation et la spécialisation des structures existantes. Ainsi certains mécanismes présents dès le développement des premières cellules, et conservés chez la plupart des espèces (comme les systèmes homéostatique et immunitaire) influencent le comportement humain. Ces mécanismes ont pour but de maintenir un équilibre entre des valeurs considérées grâce à un processus de régulation. Leurs fonctionnements consistent à contrôler l'équilibre du système en apportant les ressources nécessaires pour le stabiliser à des valeurs pertinentes et en évitant de mettre en péril le système. A l'échelle de la cellule ces mécanismes sont soutenus par des boucles réactives relativement simples. Plus la structure des organismes se complexifie, plus les mécanismes de régulation aux perturbations se diversifient. Il est ainsi probable qu'une décision, même rationnelle, soit influencée par ce type de fonction primaire (Cisek, 2007; Cisek and Kalaska, 2010; Cisek and Pastor-Bernier, 2014). Plus généralement, cette fonction pourrait être à l'origine d'une base neurale commune au monde animal, orientant les prises de décisions implicitement lors de la réalisation d'actes habituels et dont la temporalité est incompatible avec la délibération et le raisonnement logico-déductif. Par exemple, la correction d'un mouvement de pointage peut être réalisée sans prise de conscience du changement de position de la cible à atteindre (Prablanc et al., 2003), révélant deux temporalités différentes dans la sélection d'une action (consciente et réfléchie vs inconsciente et implicite).

1.2.3. Décision motrice

Le terme de « décision motrice », apparu récemment, illustre la volonté actuelle d'extraire la métacognition du processus décisionnel, et de recentrer cette question autour de mécanismes cognitifs incarnés et la notion de

cognition motrice proposée récemment par M Jeannerod (Jeannerod, 2006). Ainsi, pour chaque mouvement réalisé, le système nerveux doit sélectionner une option musculaire parmi un très grand nombre de possibilités (environ 600 muscles et plus de 200 articulations composent le corps humain (Zatursky and Prilutsky, 2012)). La décision est immédiate, infra-perceptive et adaptée au contexte sensorimoteur de manière quasi optimale.

La Figure 14 illustre ce problème auquel est confronté le SNC lorsqu'il doit planifier un mouvement en condition de surabondance d'effecteurs et d'indétermination de la position finale de la main. La redondance intrinsèque (Figure 14A) provient essentiellement de la complexité du corps humain. Dès 1930, le physiologiste N Bernstein (Bernstein, 1967) a le premier formalisé cette question : "Face à la complexité du système moteur humain, comment les systèmes biologiques sont-ils capables de planifier si rapidement des mouvements adaptés au contexte ?". Cette interrogation est récurrente dans le domaine du contrôle moteur, et principalement investie à l'aide de protocoles de pointage de cibles saillantes. En revanche, la redondance extrinsèque (Figure 14B) qui correspond aux possibilités offertes par la tâche elle-même est rarement prise en compte, bien que certaines études aient utilisé des cibles redondantes (Todorov and Jordan, 2002; Guigon et al., 2008). Par exemple la saisie d'une pomme offre une infinité de positions finales des doigts compatibles avec la réalisation de la tâche. En fait la plupart des mouvements de la vie quotidienne ne spécifient pas la position finale de la main ou des doigts, comme dans la réception ou le lancer d'une balle, la préhension d'un bâton ou d'un stylo, la saisie d'un gobelet parmi une multitude de choix possibles lors d'un cocktail, le dépôt d'une tasse de café sur un bureau, pousser une porte entrouverte etc. Cela contraste avec le paradigme classique du contrôle moteur qui impose habituellement un endroit précis dans l'espace exigeant une disposition particulière des doigts, un type de tâche qui existe aussi dans la vie de tous les jours par ailleurs (e.g. presser le bouton d'un ascenseur, allumer la lumière via un interrupteur ou appuyer sur une touche de son clavier d'ordinateur). Néanmoins, la redondance extrinsèque est fortement contrainte dans la plupart des protocoles, obligeant les études à se

focaliser sur la résolution de la redondance motrice intrinsèque, qui comme expliqué au préalable, a l'inconvénient de réduire le champ des possibles et d'induire des trajectoires fortement déterminées par la position de la cible saillante.

A1 Redondance interne

Complexité du corps



B1 Redondance externe

Complexité de l'environnement



A2 Protocole associé



B2 Protocole associé

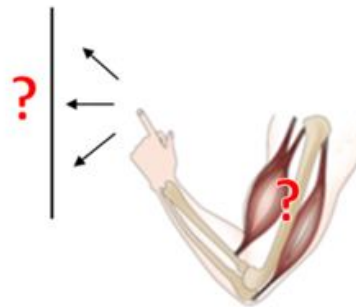


Figure 14 : Illustration des deux types de redondances. A. Redondance interne, liée aux nombre de degrés de liberté du système musculo squelettique. A2. Le protocole de pointage d'une cible saillante est généralement utilisé pour l'étude de cette redondance limitant le questionnement (représenté par un point d'interrogation) aux activations musculaires possibles. B. Redondance externe, liée à l'absence de saillance dans l'environnement naturel (la pomme versus le point). B2. Le pointage d'une surface homogène (e.g. barre) permet l'étude de cette forme de redondance, ajoutant au problème du contrôle musculaire, la sélection d'un point final.

En présence de ces deux formes de redondance la prise d'une décision s'enrichit d'alternatives externes, réduites à un petit nombre de solutions motrices lors du pointage d'une cible saillante.

Des travaux récents étudient la planification du mouvement en y intégrant des facteurs intrinsèques comme la précision du système sensorimoteur (Trommershäuser et al., 2003, 2008; Andersen and Cui, 2009; Zhang et al., 2010; Nagengast et al., 2011). Selon ces auteurs, le bruit généré par la commande motrice (Harris and Wolpert, 1998) introduit une incertitude dans le déroulement de l'action (par rapport au plan moteur anticipé), et ainsi un risque décisionnel. Dans ce cas, même si les auteurs ne distinguent pas les risques intrinsèques et extrinsèques (voir plus haut § 1.2), nous identifierons ce risque comme intrinsèque car provenant des imperfections du système sensorimoteur.

Pour illustrer leur étude (Trommershäuser et al., 2003), considèrent un joueur virtuel de football courant vers les buts en ayant devant lui différentes possibilités de jeu: frapper la balle vers les poteaux pour rendre plus difficile son interception par le gardien mais en augmentant la probabilité de tirer à côté du but, ou frapper au centre pour être certain que la balle passe entre les poteaux mais avec un risque plus grand qu'elle soit interceptée par le gardien. L'incertitude liée à la réalisation de l'acte ainsi que l'estimation de la probabilité d'apparition de chaque événement sont essentielles dans ce choix. La pression temporelle s'ajoute également dans la prise de décision, un mouvement effectué sans le temps pour délibérer augmentant l'incertitude de la réponse motrice.

Afin d'étudier cette décision de type sportif, Trommershäuser et ses collaborateurs (Trommershäuser et al., 2003) ont mis au point un protocole utilisant les tâches classiques des protocoles de neuroéconomie dans le contexte moteur appauvri des jeux vidéo (Figure 15). Les sujets assis devant un écran attendent l'apparition d'un signal sonore avant d'atteindre le plus vite possible la cible apparue sur l'écran. Si le sujet touche l'intérieur de la cible il gagne des points, mais il en perd s'il atteint le cercle rouge situé à côté de la cible à toucher. Une pénalité additionnelle l'oblige à réaliser le mouvement dans un temps court, pour éviter tout processus de délibération consciente, et simuler la pression temporelle présente dans la situation du joueur de football.

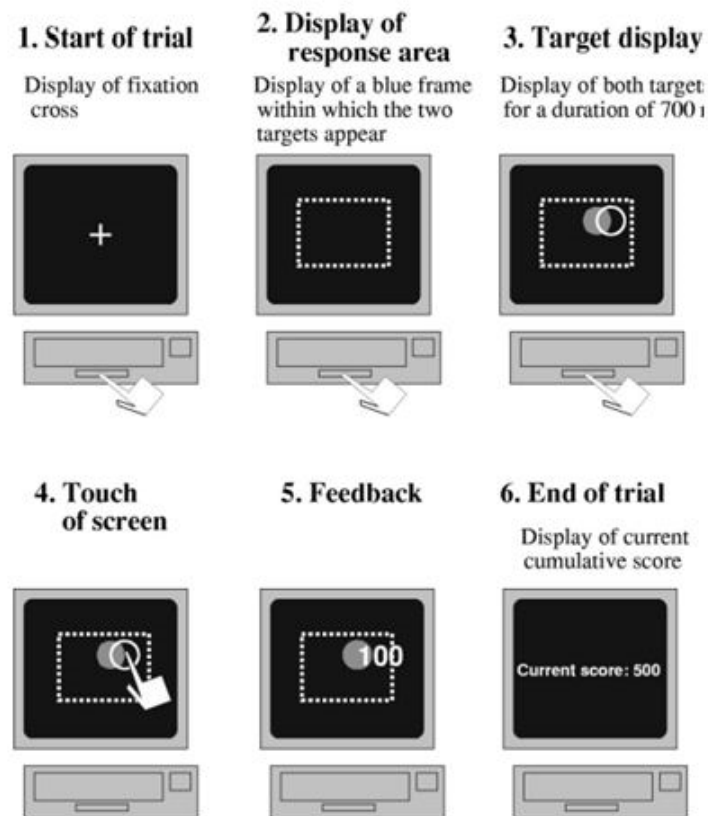


Figure 15 : Illustration du paradigme expérimental de Trommershauser et al (2003). Les huit étapes du protocole sont représentées.

La récompense associée ici à chaque action est explicite (un gain de points). Le risque de manquer le but est renforcé par la petitesse de la zone d'atteinte ainsi que la contrainte temporelle imposée. Dans ces conditions les auteurs montrent que les sujets se rapprochent d'un modèle qui prédit une maximisation du gain. Ces travaux ont permis d'introduire la dimension motrice dans l'étude du processus décisionnel, auparavant uniquement considérée sous l'influence de récompense/punition externes (un gain économique), même si la sortie motrice se limite à un pointage du bras vers une cible et que l'analyse de celle-ci est réduite à une mesure de l'erreur de pointage.

Au contraire de ces résultats, certaines études montrent que le comportement des sujets n'est pas toujours optimal par rapport à une maximisation des récompenses définies par le protocole en termes de gain. Par exemple, certains

sujets choisissent des comportements sûrs, autrement dit leur permettant de gagner peu mais limitant le risque de perte (« risk-averse »). Au contraire, d'autres effectuent des mouvements risqués leur permettant de gagner beaucoup, mais associés à une plus grande chance de perte d'argent (« risk-seeking »). Ces résultats suggèrent l'existence d'une sensibilité individuelle au risque auquel confronte le protocole (Wu et al., 2009; Nagengast et al., 2011a; O'Brien and Ahmed, 2013).

L'influence de valeurs sensorimotrices, comme la posture, sur ces singularités dans l'estimation du risque extrinsèque, a récemment été testée par (O'Brien and Ahmed, 2013). Les sujets, en position assis ou debout, devaient contrôler un curseur affiché sur un écran en face d'eux. Le but de la tâche était de gagner le plus de points possibles en déplaçant un curseur dans une zone de récompense en évitant les zones de pénalité adjacentes. En posture assise, le contrôle du curseur se faisait par le bras droit. En revanche, dans la position debout, le curseur était contrôlé par les déplacements du CdP.

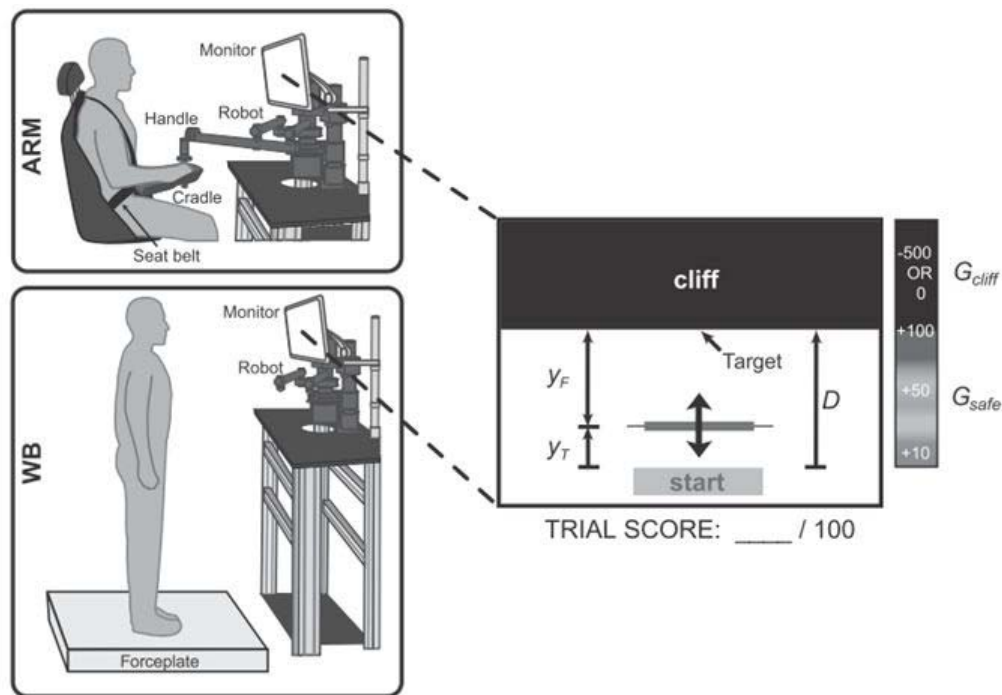


Figure 16 : Illustration du protocole de O'Brien et Ahmed (2013). Les sujets en position debout ou assis contrôlaient un curseur situé sur un écran devant eux, par les mouvements de leur bras droit (figure haute) ou de leur centre de pression (figure basse), respectivement. Chaque zone de l'écran est associée à une pénalité ou une récompense selon les valeurs inscrites sur la barre grise à droite de l'écran.

Dans cette étude un comportement est considéré « risk-seeking » s'il se rapproche de la zone de pénalité (« cliff » Figure 16). A l'inverse un comportement « risk-averse » consiste à limiter le déplacement du curseur vers l'avant, diminuant parallèlement le nombre de points gagnés (Figure 16).

Les résultats montrent que dans les deux postures considérées, les sujets déplacent le curseur proche des limites de la région noire, indiquant un comportement « risk-seeking ». La position de départ n'a donc pas d'effet dans cette tâche sur la sensibilité décisionnelle, autrement dit un contexte sensorimoteur à risque n'altère pas une prise de décision métacognitive. Cette étude associe un processus décisionnel de type métacognitif (un gain de points) avec une situation induisant un risque intrinsèque (une chute). La présence d'un risque monétaire oblige ainsi les sujets à une délibération logico-déductive, non compatible avec la décision prise lorsque l'individu perd son équilibre

fortuitement. En effet, la posture initiale et le risque de chute sont connus pour influencer largement le comportement des sujets. On sait par exemple que le risque de chute a une importance particulière dans la sélection d'une sortie motrice (Adkin et al., 2002; Davis et al., 2009a). Une élévation graduelle de la base de support, provoque chez les sujets une augmentation de l'anxiété et de la sensation de risque de chute, induisant une limitation proportionnelle du déplacement du CdM (Adkin et al., 2000). Une limite potentielle de cette étude est sans doute d'étudier la décision motrice (sous contrainte temporelle) par l'intermédiaire de valeurs explicites externes (e.g. points) induisant une délibération logico déductive et une temporalité non présentes dans l'essentiel des actions humaines. En effet peu de valeurs explicites sont données directement au système dans ses interactions avec l'environnement, contrairement aux situations neuroéconomiques. L'atteinte d'une pomme, l'attrape en vol d'une balle ou sa projection ne spécifient pas de posture précise d'arrivée ou de départ, ni de récompense explicite telle qu'un gain de points délivrés selon des lois arbitraires.

Les notions de récompense et de risque manipulées par les études présentées ci-dessus sont donc limitées à des situations précises de la vie courante s'extrayant du cadre de la décision motrice pour aller vers une décision raisonnée, logique et abstraite. D'après (Schultz, 2015) une récompense est définie comme n'importe quel stimulus, objet, action ou situation ayant le potentiel de faire approcher l'individu pour « consommer » ceux-ci.

La projection d'un objet ou son atteinte définissent de nombreuses trajectoires possibles. La sélection d'une action ne peut se baser dans ce cas sur des récompenses pécuniaires mais doit prendre en compte des valeurs implicites comme l'énergie nécessaire au mouvement, ou la probabilité de chuter. Ces dernières valeurs pourraient être associées à un type particulier de récompense (intrinsèque) dirigeant le système en l'absence de déterminant extérieur.

1.2.4. Récompense intrinsèque et contrôle optimal

Le recours à des primes explicites (argent, score) permet une modulation aisée des valeurs associées à ces récompenses artificielles. Le défi de l'étude des valeurs implicites guidant le choix de nos actes quotidiens tient au fait qu'elles ne sont pas décidées de l'extérieur arbitrairement mais qu'elles sont internes et donc indirectement accessibles.

Le contrôle optimal, qui caractérise un mouvement en termes de coûts (par exemple des bénéfices mécaniques liés aux trajectoires empruntées) offre une voie à l'extraction de valeurs internes. Mathématiquement, le coût est simplement l'opposé d'une récompense et donc les deux concepts sont très liés. Les coûts identifiés en contrôle optimal appliqué au mouvement humain reflètent des valeurs physiologiques (e.g. énergie mécanique, irrégularité du mouvement (secousse) etc.) qui, selon le formalisme du contrôle optimal, sont supposées être maximisées ou minimisées par le système considéré.

L'idée d'un fonctionnement moteur respectant des règles d'optimalité vient de l'observation des propriétés invariantes des mouvements exécutés dans différentes conditions (e.g. position de départ, vitesse, amplitude, poids). En effet, on pourrait penser que le cerveau choisit arbitrairement une solution motrice réalisant la tâche, ou que cette solution émerge simplement des propriétés biomécaniques du système musculo-squelettique sans besoin d'un principe fondamental sous-jacent expliquant le pourquoi des trajectoires suivies (ex : théorie du point d'équilibre). Dans ce cas, de grandes disparités inter-individus ou inter-conditions devraient être observables. La présence d'invariants robustes et prédictibles laisse penser que les stratégies motrices élaborées par le SNC sont issues d'un plan moteur spécifique portant la signature de l'optimalité. Il n'est pas besoin de supposer que le SNC effectue des calculs d'optimisation pour soutenir que les trajectoires biologiques respectent (ou sont du moins compatibles) avec des principes d'optimalité. On pourrait alors faire le parallèle avec le « principe de moindre action » caractérisant le mouvement physique des objets. Il est intéressant de noter que la présence d'invariants au niveau musculaire, mise en

évidence dans l'étude 1, pourrait également être en lien avec ces régularités cinématiques.

Beaucoup de ces invariants ont été identifiés sur des tâches de pointage avec le bras. Par exemple, les profils de vitesse de la main sont en forme de cloche ("bell-shaped"), c'est-à-dire avec une unique valeur maximale apparaissant au milieu du mouvement (Morasso, 1981; Soechting and Lacquaniti, 1981; Abend et al., 1982). De plus, les trajectoires mesurées du doigt sont approximativement droites pour des mouvements effectués dans le plan horizontal alors qu'elles sont plus courbées dans le plan vertical (Atkeson and Hollerbach, 1985; Flash and Hogans, 1985).

L'utilisation du formalisme du contrôle optimal a conduit à énumérer de nombreux coûts (Nelson, 1983) expliquant ces invariants, une liste non-exhaustive est présentée ci-dessous.

La minimisation de la secousse (Hogan, 1984; Flash and Hogans, 1985) produit des mouvements lisses (i.e. sans à-coup) dans l'espace de la tâche (cartésien), un comportement adapté lors de pointages de précision avec le bras. Ce coût rend compte de nombreux comportements et s'accorde avec un invariant célèbre, la loi de la puissance $2/3$ (isogonie, (Viviani and Terzuolo, 1982; Viviani and Flash, 1995)). D'autres auteurs ont proposé la minimisation de l'accélération angulaire (Stein et al., 1986; Ben-Itzhak and Karniel, 2008) pour des mouvements du bras, expliquant en particulier la loi d'isogonie.

Un autre modèle tenant compte de la dynamique du système (e.g. couples aux articulations, forces, commandes musculaires) propose la minimisation des variations des couples agissant aux articulations (« torque change model » (Uno et al., 1989)). L'optimisation de ce coût contribue sans doute à protéger les articulations par la production de mouvements lisses. Ce modèle génère les mêmes trajectoires courbes du doigt et profils de vitesse asymétriques observés lors de pointage dans le plan vertical. D'autres critères dynamiques ont été proposés, en particulier le minimum de couple (« torque model » (Nelson, 1983)).

Une minimisation du temps a également été proposée (Nelson, 1983) pour rendre compte de l'oculomotricité (en particulier la dynamique des saccades) mais ce critère est toutefois inapproprié pour expliquer la plupart des mouvements réalisés au quotidien, où la contrainte temporelle est très largement modulable.

L'énergie mécanique est un autre critère d'optimalité proposé pour expliquer les mouvements de pointages avec le bras (Nishii and Murakami, 2002; Berret et al., 2008). Enfin un modèle récent propose que la majorité des problèmes liés à la forte redondance du système neuromusculaire, peut être résolue en minimisant la quantité de motoneurones nécessaires pour effectuer le mouvement (Guigon et al., 2007b).

La liste décrite ci-dessus est non-exhaustive mais montre néanmoins la multiplicité des fonctions de coûts proposées pour l'explication d'un simple mouvement de pointage du bras vers une cible saillante. Cette polyvalence pose cependant un problème dans la compréhension des principes généraux sous-tendant la planification de l'action : si plusieurs critères peuvent expliquer un même mouvement, pouvons-nous vraiment en déduire les valeurs réellement impliquées dans la planification du mouvement biologique?

1.2.5. Contrôle optimal en condition de redondance extrinsèque

Une manière d'augmenter les différences de prédictions des fonctions de coût est d'augmenter les degrés de liberté du système, que ce soit au niveau intrinsèque ou au niveau extrinsèque. La difficulté, au niveau intrinsèque, est que la dimensionnalité du problème augmente fortement et qu'il peut devenir très dur à résoudre de manière numérique. Cependant, il est possible de transposer le problème en augmentant les degrés de liberté extrinsèques. Cette éventualité a été proposée et testée par (Berret et al., 2011b). Des simulations montrent que, lors de l'atteinte d'une cible saillante, les fonctions de coût testées prédisent des mouvements relativement similaires lorsque l'on considère des mouvements

planaires du bras (Berret et al., 2011b). Ces résultats confirment l'impossibilité, par ce protocole, de caractériser sans équivoque les valeurs pertinentes pour la planification du mouvement (Figure 17A). En revanche, lorsque la position finale n'est pas une entrée mais une sortie de la simulation (pointage d'une ligne ou d'une barre), les fonctions produisent des trajectoires bien plus discriminables (Figure 17B).

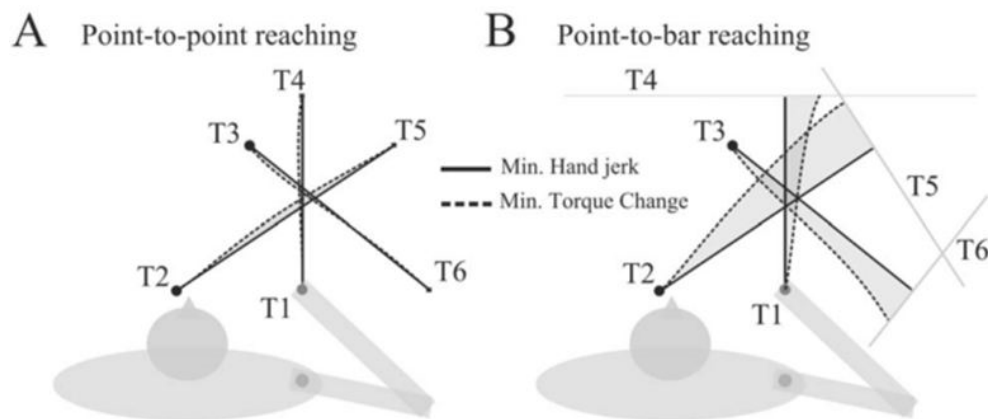


Figure 17 : Illustration des simulations réalisées par Berret et al (2011), afin d'étudier la prédiction de différents coûts face à une cible ponctuelle et une barre (ajout redondance extrinsèque).

Dans ce contexte, (Berret et al., 2011b) ont proposé un paradigme expérimental pour l'étude de la décision motrice qui s'affranchit des limitations introduites par une tâche de pointage vers une cible ponctuelle. Les sujets assis devaient pointer une barre verticale située devant eux (Figure 18A). L'idée de ces auteurs est qu'une barre peut être assimilée à une infinité de cibles ponctuelles, elles-mêmes accessibles moyennant la mise en œuvre d'une infinité de causes résultant en une multitude de positions finales du doigt. L'atteinte de la barre laisse ainsi une plus grande place à l'expression d'un processus de décision motrice comparé au pointage d'une cible saillante déterminant entièrement la finalité du geste.

Les résultats de cette étude montrent que les sujets pointent dans des zones spécifiques de l'espace, en fonction de la position de départ, et ce malgré la taille

importante de la zone atteignable sur la barre (Figure 18B). Un algorithme de contrôle optimal inverse permet d'inférer à partir des mouvements enregistrés et d'un ensemble de coûts à optimiser, le coût ou la combinaison de coûts permettant de reproduire au mieux le comportement des sujets. Dans cette étude, les comportements des sujets étaient reproduits au mieux par une combinaison entre une minimisation de l'énergie mécanique dépensée, et une minimisation des secousses articulaires (« joint smoothness », mouvement avec un minimum de changement dans les accélérations angulaires).

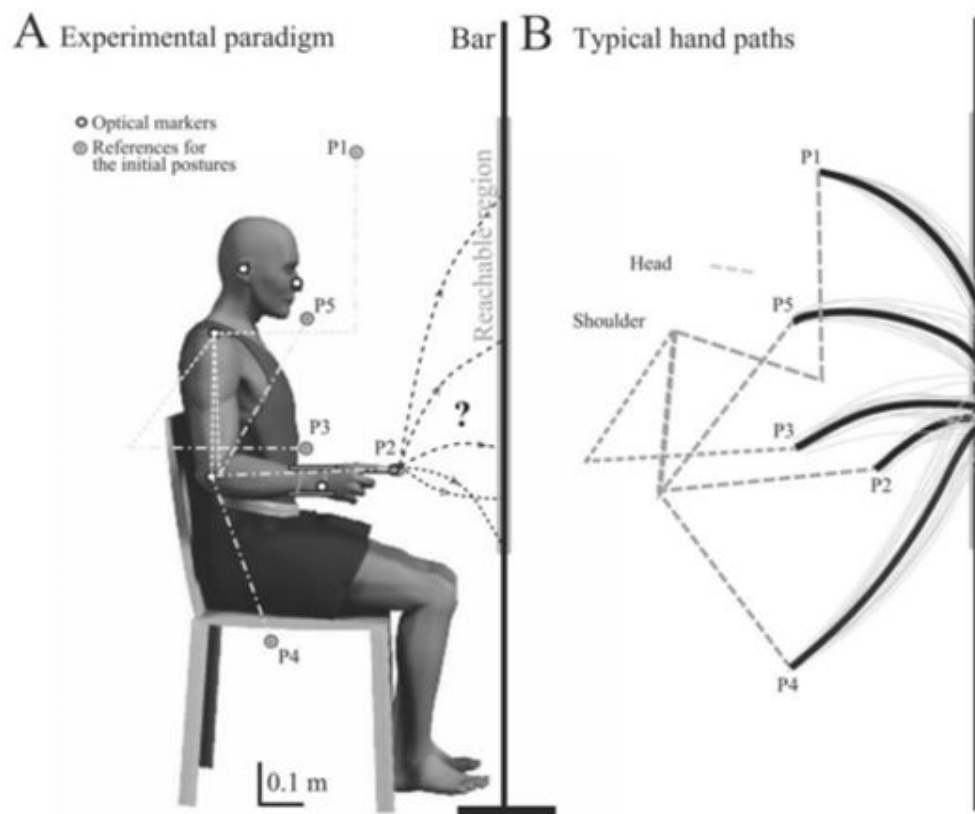


Figure 18 : *Illustration du protocole expérimental de Berret et al (2011)*

Les auteurs suggèrent qu'au cours de ce type de tâche, la valeur subjective guidant l'élaboration du plan moteur correspond au bénéfice physiologique induit

par une minimisation de l'énergie et la réalisation d'un mouvement sans à-coup (préservant le système musculo-squelettique).

Notons toutefois que dans cette tâche, le risque associé est purement homéostatique, et n'inclut pas le risque physique de chute dont l'influence sur le comportement humain a été démontrée (Adkin et al., 2000, 2002; Davis et al., 2009a).

1.2.6. Maintien de l'équilibre dynamique

Comme évoqué plus haut, le risque de chute peut moduler la sélection de la solution motrice (Adkin et al., 2002; Davis et al., 2009b). Dans cette partie, nous nous intéresserons aux facteurs mécaniques pouvant fragiliser la stabilité posturale et à l'organisation de la coordination entre maintien de l'équilibre et tâche focale dans le SNC.

Le contrôle de la posture chez l'humain est un mécanisme complexe, nécessitant l'intégration de nombreux sens, et le contrôle d'un centre de masse élevé à l'intérieur d'une base de support réduite (les pieds). Cette configuration en pendule inversé fragilise l'équilibre mais libère les membres supérieurs pour des activités de manipulation. Néanmoins cette flexibilité complexifie le contrôle de l'équilibre qui doit tenir compte des activités focales potentiellement perturbatrices de l'équilibre. En effet, lors d'un mouvement volontaire, le SNC doit tenir compte à la fois les aspects posturaux de la tâche (maintien de l'équilibre), mais aussi focaux (direction vers un but).

Une première hypothèse de fonctionnement postule l'existence de deux mécanismes distincts : l'un créant le mouvement focal, l'autre en charge de la régulation des perturbations posturales induites par le mouvement. Par exemple, lors d'un mouvement de levée du bras (« arm raising »), des ajustements posturaux anticipés (APA) sont observés permettant de contrer le déséquilibre vers l'avant imposé par les bras (Figure 19, (Belenkii et al., 1967; Bouisset and

Zattara, 1987)). Des ajustements posturaux semblables ont été décrits dans de nombreuses conditions différentes (tâche bimanuelle de décharge d'un objet tenu sur un plateau (« load lifting » (Gahéry and Massion, 1981; Hugon et al., 1982)), mouvements rapides d'inclinaison du tronc (« trunk bending » (Crenna et al., 1987; Ramos and Stark, 1990a)) ou mouvements d'élévation du membre inférieur, (Mouchnino et al., 1992; Rogers, 1992)) suggérant l'importance de ces régulations dans le contrôle du mouvement.

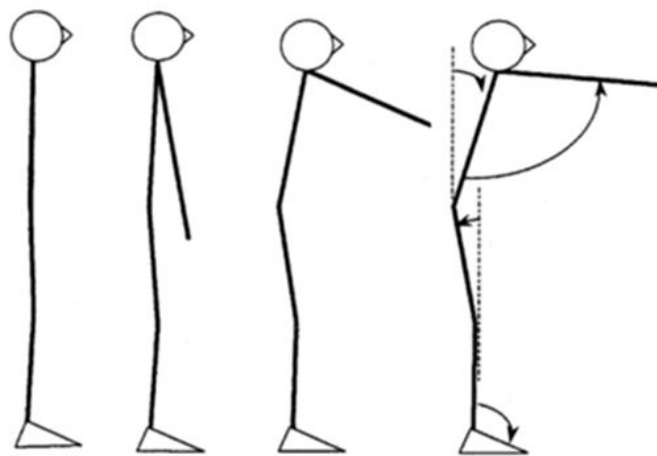


Figure 19 : *Simulation de la compensation posturale induite par un lever rapide du bras vers l'avant : « arm raising paradigm » (d'après Pozzo et al, 2001)*

Cette vision morcelée de la coordination entre posture et mouvement suggère un contrôle hiérarchique du mouvement, où l'atteinte du but focal est modulée pour maintenir en priorité une forte stabilité posturale. Cette hypothèse prédit qu'en cas de libération de la contrainte focale (e.g. pointage d'une barre au lieu de pointage d'une cible (Berret et al., 2011b)), le mouvement choisi assurerait la stabilité posturale, reléguant la sélection de la position finale du doigt à une simple conséquence de la stratégie d'équilibration. Cette organisation priorisant une sous-tâche dédiée au maintien de l'équilibre par rapport à une sous-tâche focale d'atteinte d'un objet, est largement utilisée en robotique pour permettre la

production de mouvements complexes impliquant le corps tout entier (Laumond et al., 2015).

Au contraire, des études (Stapley et al., 1998, 1999; Pozzo et al., 2002) montrent que lors d'un mouvement de pointage à partir de la position debout, le CdM est systématiquement projeté vers l'avant. Ce mouvement produit une compensation partielle de la perturbation et facilite l'initiation du mouvement vers l'avant. Ces observations suggèrent que les deux sous-tâches posture et mouvement ne sont pas dissociées, gérant chacune des objectifs opposés, mais qu'elles forment un tout permettant la réalisation du mouvement. Selon cette hypothèse, lors d'une tâche motrice libérant la contrainte focale, le mouvement choisi pourrait provenir d'un compromis entre facilitation du mouvement focal et maintien de l'équilibre. Dans ce cas, la solution motrice finale pourrait être le résultat d'un processus de décision, basé sur l'évaluation de critères internes privilégiant différents aspects du mouvement. Ces critères dicteraient une conduite globale du mouvement mettant en jeu ensemble les aspects posturaux et focaux de la tâche.

1.2.7. But de l'étude

Le but de cette deuxième partie expérimentale est d'évaluer le comportement des sujets en présence de redondance extrinsèque dans une tâche nécessitant la coordination entre posture et mouvement.

En particulier cette tâche motrice devrait permettre pour la première fois de distinguer deux hypothèses principales de la coordination entre posture et mouvement : contrôle hiérarchique vs décision motrice. En effet, la plupart des études antérieures du « arm raising » (Hay and Redon, 2001; Pozzo et al., 2001; Ferry et al., 2004) au « whole body reaching » (Paizis et al., 2008; Berret et al., 2009) contraignent le mouvement focal (par une cible) et observent les régulations nécessaires à différentes variations posturales.

Dans ce cadre les possibilités d'actions sont réduites et le maintien de l'équilibre devient un objectif principal du système, ce qui pourrait privilégier une priorisation du postural sur le focal.

L'observation d'un processus de décision motrice reposant sur des valeurs internes n'est possible que par la minimisation des contraintes externes (absence de cible saillante et de récompense explicite), et la possibilité pour chaque sujet de choisir simultanément une stratégie d'équilibration et un plan focal d'atteinte de la surface homogène.

Nous tenterons de répondre à la question suivante : l'exécution d'un mouvement nécessitant la coordination de deux sous-tâches (maintien de l'équilibre et atteinte d'une surface) relève-t-il d'un processus décisionnel basé sur des valeurs implicites identifiables, et permettant un compromis entre différents aspects de la tâche, modulable en fonction du contexte ?

1.3. Récapitulatif des questionnements

1.3.1. Problématique générale

Cette thèse questionne les processus de sélection de l'action en tant que décision motrice face à la redondance du système moteur humain et de l'environnement avec lequel il interagit. Nous analyserons et mettrons en lien différents niveaux de description du contrôle moteur, au sein d'une organisation hiérarchique : plan moteur et activations musculaires afin d'étudier les aspects liés au « pourquoi » et au « comment » d'une telle question.

1.3.2. Etude 1

L'étude 1 s'intéresse à la résolution de la redondance interne, et en particulier à l'hypothèse des synergies musculaires postulant l'existence d'ensembles préconstruits d'activations musculaires coordonnées. Ce mode de fonctionnement est supposé simplifier le contrôle du mouvement, mais impose en contrepartie des contraintes sur la sélection de l'action ainsi que sur son élaboration.

La construction de la commande motrice sur la base de primitives (e.g. l'hypothèse des synergies musculaires) reste-t-elle une solution plausible quand elle est testée, non pas seulement en termes d'approximation des patterns musculaires originaux comme cela est habituellement le cas, mais aussi en termes d'organisation fonctionnelle de la tâche dans l'espace des primitives ? Pour mettre au défi cette hypothèse, nous avons considéré de nombreuses tâches motrices, plusieurs répétitions par tâche et l'enregistrement d'un grand nombre de muscles lors de mouvements du corps tout entier.

1.3.3. Etude 2

Comme nous l'avons argumenté, la complexité du contrôle moteur humain ne se limite pas à la complexité du corps : l'interaction humain – environnement définit une forme de redondance (extrinsèque) complémentaire, et essentielle pour la planification motrice et la sélection d'une action. Par la prise en compte simultanée de ces deux types de redondances, l'étude 2 pose les questions suivantes :

Quel comportement l'humain adopte-t-il dans une tâche de coordination posture/mouvement (« whole-body-reaching ») en présence de redondance extrinsèque, lui laissant le choix de la position finale du doigt et par conséquent de la stratégie motrice générale ?

Les comportements observés peuvent-ils être expliqués par des critères d'optimalité pouvant être mis en lien avec des valeurs implicites sous-tendant le processus de décision motrice ?

2. PREMIERE PARTIE EXPERIMENTALE

2.1. MATERIELS ET METHODES

2.1.1. Protocole et passation

Participants. 4 sujets (2 hommes, âge: 25 ± 3 (22:26) ; poids 70 ± 7 kg; taille 1.72 ± 0.08 m) volontaires pour participer à l'expérimentation. Tous les sujets testés étaient droitiers, avec une vision normale ou corrigée à la normale et sans trouble moteur. Les sujets n'étaient pas en connaissance du but et/ou des hypothèses de l'étude avant la passation.

Tâche. Les sujets, debout, devaient effectuer des mouvements successifs de pointage de cible en cible avec leur index droit. Neuf cibles au total étaient spécifiées : trois cibles positionnées à trois hauteurs différentes (20%, 60% et 90% de la taille du sujet). Les cibles étaient attachées le long de trois fils situés à gauche, à droite et en face du sujet (à une distance du sujet de 45%, 55%, et 50% de la taille du sujet respectivement) (Figure 20). Chaque bloc expérimental démarrait d'une cible de référence ; au signal sonore indiquant le départ, les sujets devaient réaliser des mouvements de pointage (aller et retour) vers chacune des huit autres cibles (mouvement aller et retour). A l'intérieur de chaque bloc expérimental, les sujets réalisaient 16 mouvements de pointages différents. Chaque bloc était répété 15 fois, soit un total de 2160 mouvements enregistrés ($16 \text{ mouvements} \times 9 \text{ cibles} \times 15 \text{ répétitions}$) pour chaque sujet, et 72 tâches motrices différentes. L'expérience totale fut réalisée en deux sessions de 2h chacune pour éviter les effets de la fatigue. Les deux sessions étaient réalisées à 24h d'intervalle, et la position des électrodes était marquée au feutre sur la peau des sujets, afin d'assurer un placement quasi identique.

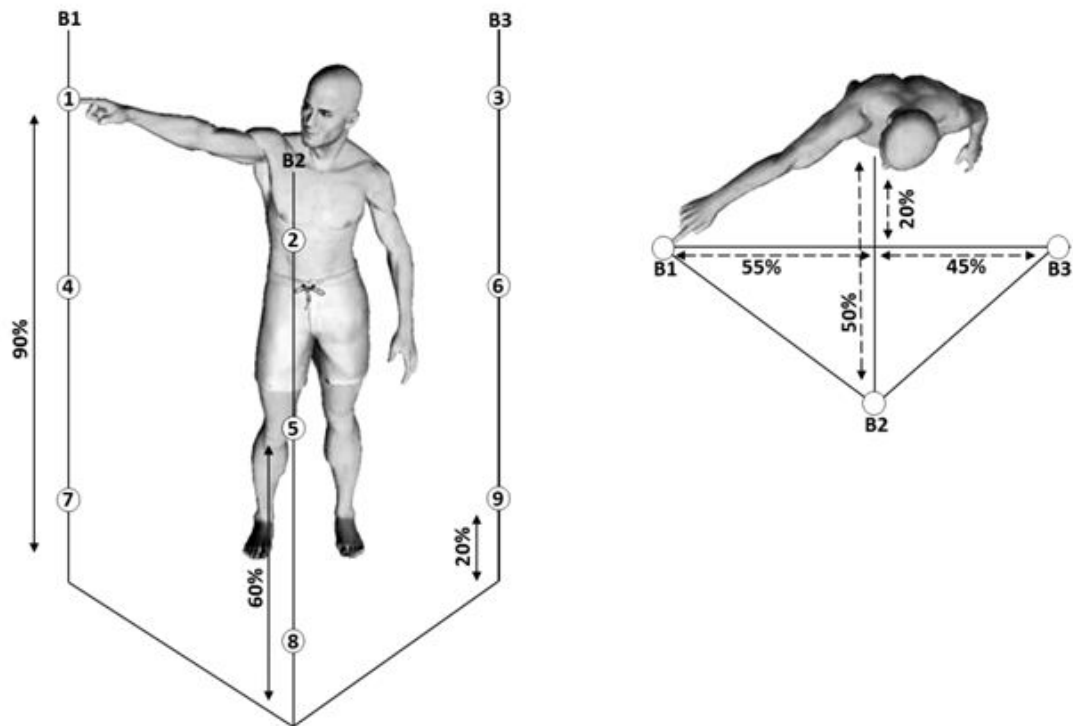


Figure 20 : Illustration du protocole expérimental mis en place pour l'étude des synergies musculaires. Chaque cible est représentée par un chiffre allant de 1 à 9, et positionnée sur trois fils (B1, B2 et B3). Les distances aux sujets, et hauteurs des cibles sont indiquées en % de la taille du sujet.

2.1.2. Matériels et prétraitements

Les mouvements en 3D des sujets ont été enregistrés par un système de capture du mouvement (Vicon, Oxford, UK). Vingt marqueurs retro réfléchissants (20mm de diamètre), positionnés à des points anatomiques précis de l'hémicorps gauche ou droit de chaque sujet, ont été enregistrés par sept caméras (fréquence d'échantillonnage: 100Hz). Seize des marqueurs étaient placés symétriquement sur les deux hémicorps aux repères anatomiques suivants : processus acromial, condyle latéral de l'humérus, processus styloïde ulnaire, extrémité de l'index, grand trochanter, partie externe de l'articulation du genou, malléole externe, et 5e métatarse de la tête du pied. Les quatre marqueurs restants étaient positionnés sur le cantus externe de l'œil droit, le méat auditif gauche, le sommet du crâne et la vertèbre D1. Les données cinématiques ont toutes été filtrées par un filtre

passé-bas avec une fréquence de coupure de 20Hz, (filtre Butterworth Matlab). Les dérivées numériques de la position des marqueurs ont été calculées pour estimer leur vitesse et accélération. Les débuts et fins de chaque mouvement de pointage ont été identifiés comme les moments où la vitesse de l'index droit dépassait ou revenait respectivement, à 5% de sa valeur maximale (Berret et al., 2009).

L'activité électrique de trente muscles a également été enregistrée par un système d'électrodes de surface wifi (Aurion, Milan, Italie). Les électrodes ont été placées symétriquement sur l'hémicorps gauche et droit afin d'enregistrer l'activité des muscles suivants : tibialis anterior (Ta), soleus (So), peroneus (Pe), gastrocnemius (Ga), vastus lateralis (Vl), rectus femoris (Rf), biceps femoris (Bf), gluteus maximus (Gm), erector spinae (Es), pectoralis superior (Ps), trapezius (Tz), anterior deltoid (Da), posterior deltoid (Dp), biceps brachii (Bb), triceps brachii (Tb). Le placement des électrodes a été vérifié visuellement sur le moniteur lors de mouvements activant spécifiquement chaque muscle testé (Kendall et al., 2005). Pour chaque essai, l'activité électromyographique (EMG) a été rectifiée, filtrée (filtre passe-bas, fréquence de coupure : 3Hz, filtre Butterworth Matlab (Ivanenko et al., 2004)), et normalisée dans le temps à 50 pas par essai. Les données ont ensuite été normalisées en amplitude, muscle par muscle, en divisant l'activité sur chaque essai par la valeur maximale atteinte par le muscle au cours de l'expérience entière. Afin de pouvoir appliquer notre méthode d'extraction des synergies, les données EMG ont été regroupées pour chaque sujet dans une matrice de dimension (30 muscles x 50 pas) x (2160 essais).

2.1.3. Décomposition en synergies (modèle Espace×Temps)

Nature de la décomposition. Afin de décomposer les activités musculaires enregistrées en modules invariants, nous avons utilisé le modèle Espace×Temps (« space-by-time ») développé par (Delis et al., 2014). Ce modèle décompose les EMG en modules séparés temporels et spatiaux, associés pour chaque essai à des coefficients d'activations. En termes mathématiques, les enregistrements

musculaires effectués sur un essai $\mathbf{m}^s(t) \in \mathbb{R}_+^{T \times M}$ peuvent être décrits par l'équation suivante (T et M étant respectivement la durée totale des essais, et le nombre de muscles) :

$$\mathbf{m}^s(t) = \sum_{i=1}^P \sum_{j=1}^N w_i(t) a_{ij}^s \mathbf{w}_j + \text{residu}$$

Où $w_i(t) \in \mathbb{R}_+^{T \times 1}$ et $\mathbf{w}_j \in \mathbb{R}_+^{1 \times M}$ sont respectivement le i-ème module temporel et le j-ème module spatial invariant. Ces modules sont activés pour chaque essai par le coefficient scalaire $a_{ij}^s \in \mathbb{R}_+$ dépendant de l'essai s. P et N sont les nombres totaux de modules temporels et spatiaux respectivement.

En notation matricielle, la décomposition factorise l'activité musculaire de chaque essai de la façon suivante :

$$\mathbf{M}^s \approx \mathbf{W} \mathbf{A}^s \mathbf{V} \quad \forall s \in [1, S]$$

Où $\mathbf{W} \in \mathbb{R}_+^{T \times P}$ est la matrice colonne des modules temporels et $\mathbf{V} \in \mathbb{R}_+^{N \times M}$ est la matrice ligne des modules spatiaux. $\mathbf{A}^s = (a_{ij}^s)_{\substack{1 \leq i \leq P \\ 1 \leq j \leq N}}$ représente les coefficients

d'activations extraits pour l'ensemble des essais. S correspond au nombre total d'essais réalisés. Il est important de noter que les matrices W et V sont indépendantes de l'essai sélectionné s, et constituent les modules invariants recherchés.

Variance expliquée (VAF). Les modules invariants recherchés sont évalués au cours de la décomposition par la métrique VAF afin de déterminer s'ils représentent fidèlement les activités musculaires enregistrées. La variance expliquée (ou « VAF ») est définie comme l'erreur totale de reconstruction normalisée par la variance totale du jeu de données pour chaque sujet :

$$\text{VAF} = \frac{\sum_s \|\mathbf{m}^s(t) - \sum_{i=1}^P \sum_{j=1}^N w_i(t) a_{ij}^s \mathbf{w}_j\|^2}{\sum_s \|\mathbf{m}^s(t) - \bar{\mathbf{m}}(t)\|^2}$$

Où $\bar{\mathbf{m}}(t)$ est la moyenne des activités musculaires par muscle sur tous les essais.

Extraction des synergies. Pour extraire les modules invariants des données EMG, nous avons appliqué l'algorithme de décomposition sNM3F ("Sample-Based Non Negative Matrix Trifactorization"), une adaptation de la factorisation en

matrices non négatives (NMF), déjà validée pour la recherche de modules spatiaux et invariants comme spécifié par le modèle mathématiques Espace×Temps (Delis et al., 2014). L'avantage de se baser sur NMF pour cette décomposition tient à la contrainte de non négativité qu'elle impose aux modules, sans l'ajout d'une contrainte d'indépendance, ce qui est physiologiquement plus plausible pour l'explication de données EMG.

L'input de l'algorithme sNM3F est la matrice $((30 \text{ muscles} \times 50 \text{ pas}) \times (2160 \text{ essais}))$ décrite dans la partie prétraitement. De cette matrice vont être extraits P modules temporels, N modules spatiaux, et $P \times N \times S$ coefficients d'activation. Les nombres P et N sont des paramètres à régler par l'utilisateur. Ici nous choisissons 10 comme valeurs maximales pour P et N , et effectuons l'extraction pour les 100 combinaisons possible de couples (P, N) . Le meilleur nombre de modules (i.e. le plus petit ensemble permettant de décrire au mieux les données) sera estimé dans une deuxième phase.

2.1.4. Décodage de la tâche et sélection des modules

Afin d'évaluer la capacité des modules extraits à caractériser la tâche réalisée par le sujet, nous utilisons une métrique appelée performance de décodage (Delis et al., 2013b). Cette métrique reflète la capacité à discriminer la tâche réalisée parmi 72 tâches possibles, uniquement sur la base des coefficients d'activations associés aux modules extraits (i.e. l'input contrôlé). Ce test discriminatif est réalisé via un algorithme de discrimination linéaire (Linear Discriminant Analysis, LDA) couplé à une validation croisée « leave one out ».

La performance de décodage est définie comme le pourcentage d'essais correctement décodés. La matrice de confusion C (Figure 21) est une représentation commode du résultat du décodage. Dans cette matrice, chaque valeur $C(i,j)$ positionnée à l'intersection de la ligne i et de la colonne j représente le pourcentage d'essais (par rapport au nombre d'essais effectués pour la tâche j) pour lesquels la tâche j était réellement exécutée et la tâche i était associée à l'essai après décodage. Si le décodage est parfait, la matrice de confusion sera

nulle partout à l'exception de sa diagonale ($i=j$) qui sera remplie de 1 (100% de décodage correct).

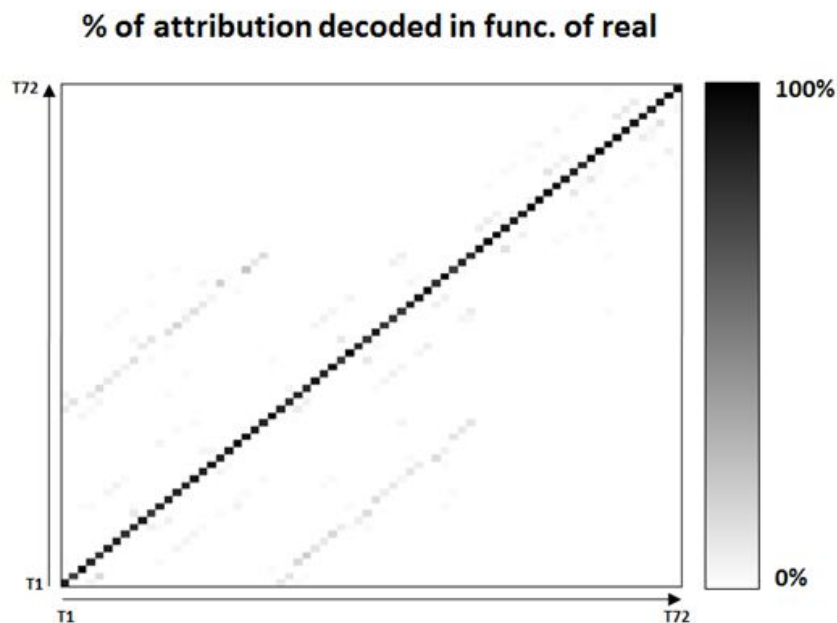


Figure 21 : Exemple de matrice de confusion (tirée des résultats de l'étude 1). L'axe horizontal représente les tâches réellement effectuées par les sujets (T1 à T72), et l'axe vertical les tâches décodées par l'algorithme (T1 à T72). Chaque valeur de la matrice $C(i,j)$, à l'intersection de la ligne i et de la colonne j , est le pourcentage d'essais où le sujet effectuait la tâche i et l'algorithme décodait l'essai comme étant la tâche j . Une case est noire si le décodage est juste à 100% pour la tâche considérée, et blanche si ce décodage est faux pour tous les essais (0% de décodage correct).

La métrique décrite ci-dessus est utilisée pour identifier l'ensemble de modules le plus compact et le plus informatif pour la tâche réalisée. Les nombres de modules cherchés P et N sont incrémentés, et à chaque étape la performance de décodage est calculée pour ce couple (P,N) . L'algorithme s'arrête lorsque l'ajout d'un module supplémentaire (spatial ou temporel) n'apporte plus un gain significatif ($p < 0.05$) à la performance de décodage. La significativité est évaluée par une méthode dites « bootstrap ». Les coefficients correspondants aux modules ajoutés sont permutés aléatoirement (les coefficients des autres modules restent inchangés). La performance de décodage est alors calculée sur la base du module modifié ainsi que des modules précédemment testés. Une augmentation dans la

performance de décodage sera alors considérée comme significative si la valeur obtenue est en dehors de l'intervalle de confiance de 95% de la distribution obtenue par « bootstrap ». Cette procédure permet la détection des modules expliquant la variabilité relative à la tâche, et excluant la variabilité non pertinente relative à des sources diverses de bruits (Delis et al., 2013b).

2.2. RESULTATS

2.2.1. Observations comportementales

Les quatre sujets testés ont réalisé 72 mouvements différents de pointage de cible en cible, entre 9 cibles différentes. La durée moyenne des mouvements allait de 1.05 (pour la condition C3C6) à 1.64sec. (C9C1). Les profils du doigt étaient en forme de cloche pour toutes les conditions et sujets, comme classiquement décrit pour des tâches de "whole-body-reaching" (Soechting and Lacquaniti, 1981; Berret et al., 2009). Les cibles étaient atteintes avec une erreur spatiale moyenne de 10mm (minimum : 8 pour T6T3, maximum : 15 pour T9T5).

Un exemple de données EMG brutes pour un essai typique du sujet S2 est illustré dans la Figure 22.

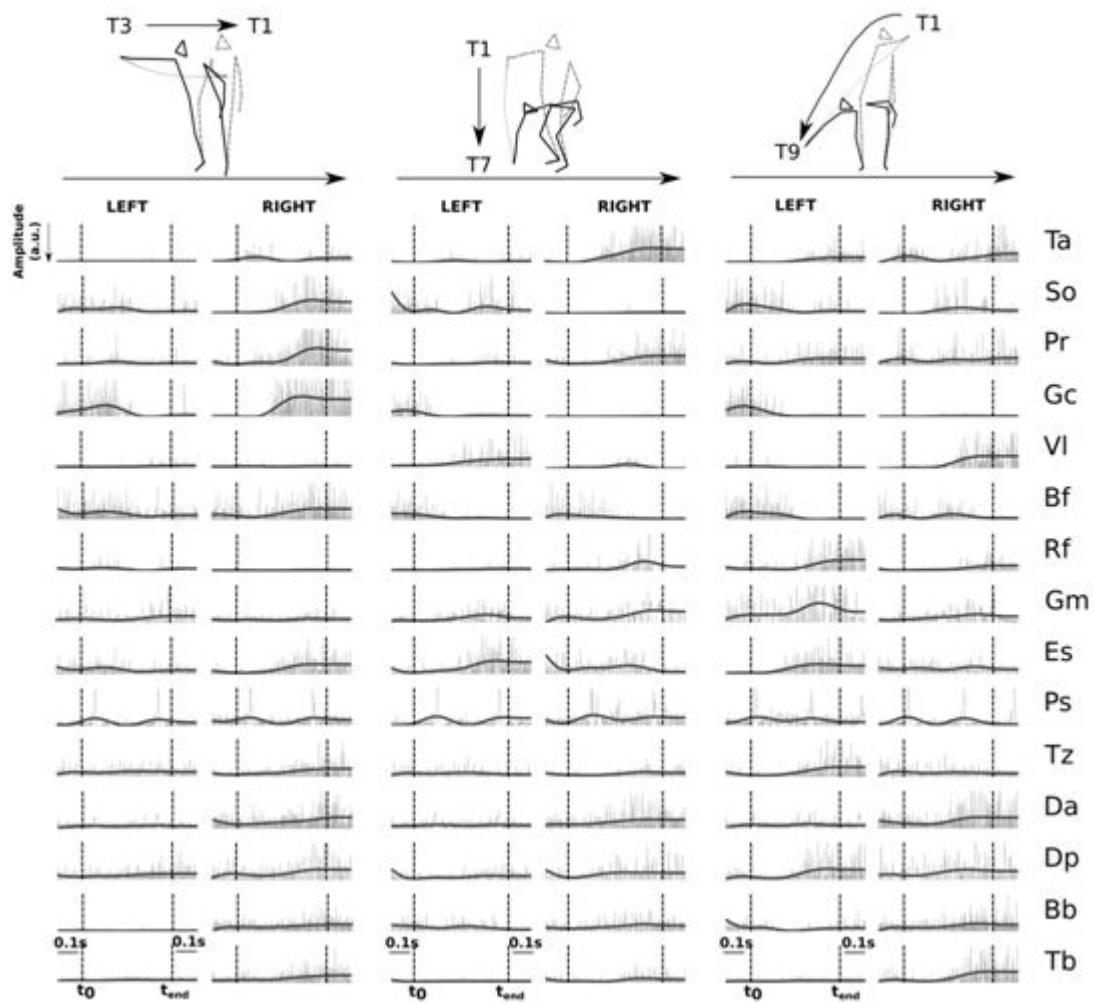


Figure 22 : Données EMG brutes pour un essai typique, du sujet S2, pour trois conditions différentes (C1C3, C1C7 et C1C9). Les positions initiales (lignes grises) et finales (lignes noires) des sujets ainsi que la trajectoire du doigt sont représentées au-dessus des graphiques des EMG. Pour chaque condition, l'activité des quinze muscles (Tibialis anterior, Soleus, Peroneus, Gastrocnemius, Vastus lateralis, Biceps femoris, Rectu sfemoris, Gluteux maximus, Erector spinae, Pectorialis superior, Trapezius, Deltoid antérieur, Deltoid postérieur, Biceps brachii, Triceps brachii) est représentée pour les deux hémicorps. Les temps de début et de fin du mouvement sont représentés par des barres verticales. Les données sont représentées de 100ms avant à 100ms après le début et la fin de l'essai.

2.2.2. Décomposition en modules spatiaux et temporels

Des modules spatiaux et temporels ont été extraits à partir des enregistrements EMG de 30 muscles, par l'application du modèle Espace×Temps (via l'algorithme sNM3F). Afin d'évaluer les décompositions et de sélectionner le nombre adéquat de modules spatiaux et temporels, deux métriques ont été utilisées : (1) la métrique VAF quantifiant la qualité de la reconstruction des activités musculaires enregistrées et (2) la performance de décodage de la tâche évaluant la capacité des modules à discriminer les tâches motrices réalisées. La Figure 23 illustre ces deux métriques (surface du dessus sur chaque graphe) en fonction du nombre de modules spatiaux et temporels considérés ($N = 1:10$ et $P = 1:10$ respectivement), pour chaque sujet. Pour chaque sujet, la métrique VAF montre une augmentation continue en fonction du nombre de modules, sans point clair de saturation. A l'opposé, la performance de décodage augmente rapidement jusqu'à atteindre un plateau, pour les quatre sujets.

Le graphique 3D montre également un effet plus important des modules spatiaux par rapport aux modules temporels, sur les deux métriques. En particulier, quatre modules temporels ($P=4$) semblent suffire à prendre en compte l'essentiel de la performance de décodage pour tous les sujets. Le nombre de modules spatiaux nécessaires quant à lui varie en fonction des sujets ($S1: N=4$, $S2: N=6$, $S3: N=7$, $S4: N=5$). Le nombre de modules pour chaque sujet a été choisi comme la dimension à partir de laquelle l'ajout d'un module supplémentaire n'apporte plus d'augmentation significative de la performance de décodage ($p<0.05$) (voir Méthode pour plus de détails).

Pour le nombre de modules sélectionné ci-dessus, la valeur VAF moyenne (sur l'ensemble des sujets) est de $68\% \pm 5\%$ et la performance de décodage moyenne de $86\% \pm 1\%$. Afin d'évaluer la significativité de ces valeurs, nous avons calculé le niveau de chance sur la base d'une permutation aléatoire de la matrice input (voir Méthode pour plus de détails). La surface du dessous sur chaque graphique de la Figure 23 représente ce niveau de chance pour les métriques VAF et décodage, et est comparée avec la surface du dessus représentant le niveau réel de chaque

métrique. Pour le nombre de modules sélectionnés pour chaque sujet, le niveau de chance moyen sur les sujets pour la métrique VAF est de $9\% \pm 3\%$, et de $19\% \pm 5\%$ pour la métrique décodage. Ainsi le ratio réel/chance est de 7.5 pour la métrique VAF et de 4.5 pour la métrique décodage. Ces résultats valident les décompositions Espace×Temps identifiées pour chaque sujet comme des ensemble permettant de décrire de manière fiable les enregistrements EMG et les performances des sujets.

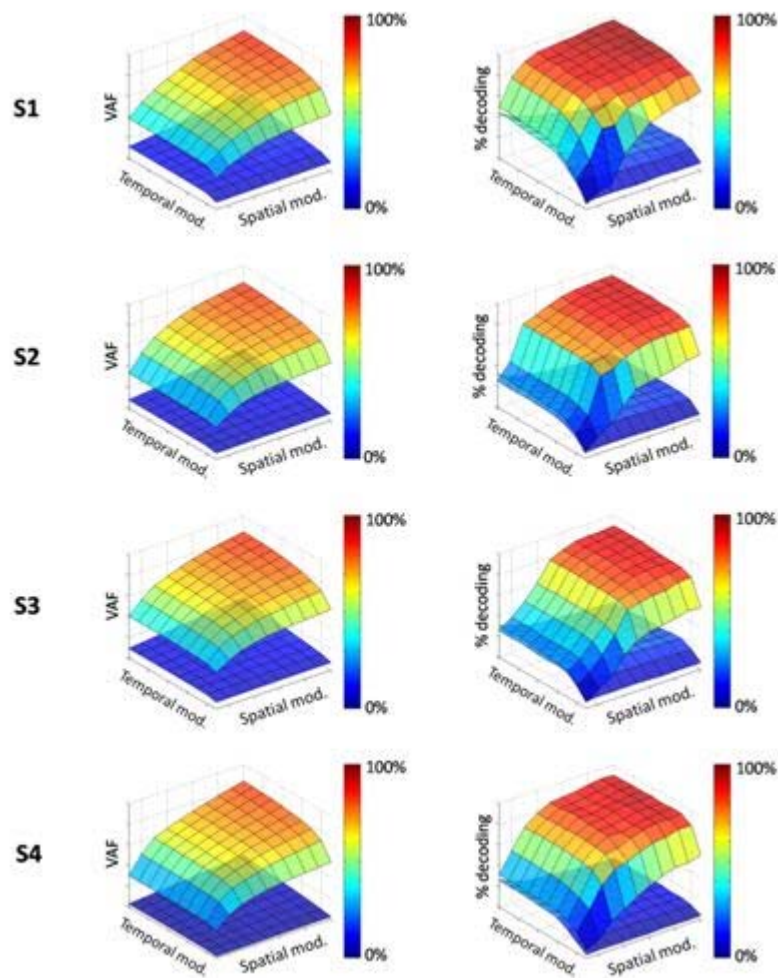


Figure 23 : Graphiques VAF (à gauche) et décodage (à droite) pour les 4 sujets (S1, S2, S3, S4). Sur chaque graphique, la surface du dessus représente la métrique (VAF ou décodage) sur la base de notre décomposition. La surface du dessous représente le niveau de chance, c'est-à-dire, la métrique (VAF ou décodage) pour une permutation aléatoire des colonnes de la matrice input.

2.2.3. Evaluation des modules spatiaux et temporels

Après avoir extrait pour chaque sujet le plus petit ensemble de synergies permettant de reconstruire les activations musculaires et la tâche réalisée, nous analysons la nature de ces synergies.

Dans une décomposition Espace×Temps, les modules temporels sont des profils temporels à T dimensions. Les modules temporels identifiés ici sont robustes entre les sujets (coefficient de corrélation moyen: $R=0.92$). Chaque module temporel est composé d'un unique pic d'activité (Figure 24). Pour ces quatre modules, ce pic se succède dans le temps, permettant de décrire l'activité des muscles dans les différentes phases du mouvement. Ce type de structure a déjà été observé dans la littérature (Ivanenko et al., 2004, 2005; Chiovetto et al., 2010).

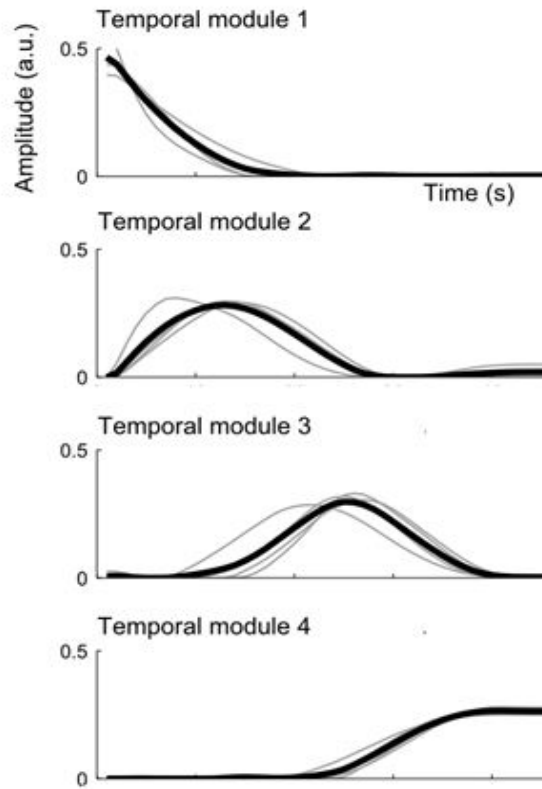


Figure 24 : *Moyenne sur les sujets, des quatre modules temporels extraits. Pour chaque sujet, le module temporel est représenté par une courbe grise et la moyenne sur l'ensemble des sujets par une courbe noire.*

Les modules spatiaux sont des vecteurs de dimension M décrivant les niveaux d'activation pour chaque muscle. Contrairement à la dimension temporelle, les synergies en dimension spatiale sont variables entre les sujets (coefficient de corrélation moyen: $R=0.52$). Afin de comparer les modules spatiaux entre les sujets, malgré leur nombre variable, nous avons déterminé quatre groupes de modules les plus similaires (par rapport aux coefficients de corrélation calculés entre chaque paire de modules). Chaque composante contient des muscles du corps tout entier et des deux hémicorps (Figure 25), plutôt que d'être limitée à des groupes de muscles anatomiquement ou biomécaniquement liés.

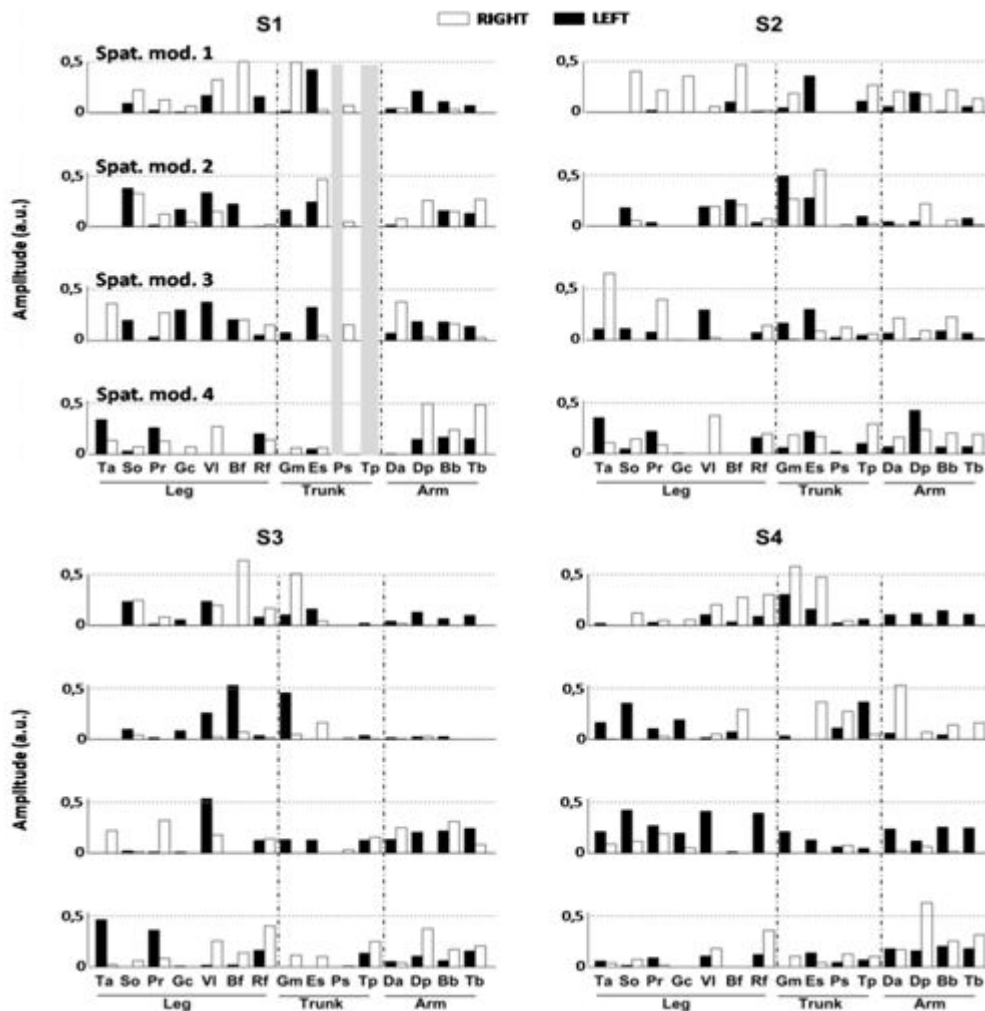


Figure 25 : Modules spatiaux extraits pour chaque sujet, et sélectionnés sur la base de leur similarité. Chaque barre représente un niveau d'activation d'un muscle. Les

barres noires correspondent à l'hémicorps gauche et les blanches à l'hémicorps droit.

2.2.4. Décodage de la tâche essai par essai

Une fois les modules sélectionnés et évalués, le lien avec la tâche est évalué plus en détail via la performance de décodage. La performance de décodage est calculée, pour chaque décomposition, essai par essai, sur la base des coefficients d'activation. Le résultat détaillé du décodage est présenté en Figure 26 sous forme d'une matrice de confusion. Chaque entrée de la matrice de confusion $C(i,j)$ représente le pourcentage de fois où la tâche j a été décodée comme étant la tâche i sur les différents essais. Dans la Figure 26, seule la diagonale de la matrice montre des valeurs élevées (supérieures à 90% en moyenne), indiquant un taux élevé de décodage correct. Deux lignes gris clair sont observables, parallèles à la diagonale principale (en dessus et en dessous) montrant quelques classifications incorrectes répétées (11% de décodage en moyenne). Ces erreurs correspondent à une confusion entre les deux cibles les plus hautes sur chaque barre, quand celles-ci sont pointées au départ du mouvement. Les mouvements partant de T1, T2 et T3 sont confondus 11% des fois avec les mouvements partant de T4, T5 et T6 respectivement, lors de mouvements terminant sur la même cible, par exemple : T1T9 est confondue avec T4T9. Ces erreurs suggèrent que la discrimination des cibles hautes est plus difficile, en particulier au début du mouvement. Les cibles basses, probablement parce qu'elles nécessitent une plus grande coopération de tous les muscles, sont rarement confondues avec les cibles voisines (<10% de décodage). En résumé, les résultats présentés dans ce paragraphe montrent que la décomposition Espace×Temps permet une discrimination efficace des tâches avec peu de confusion, même pour des cibles voisines.

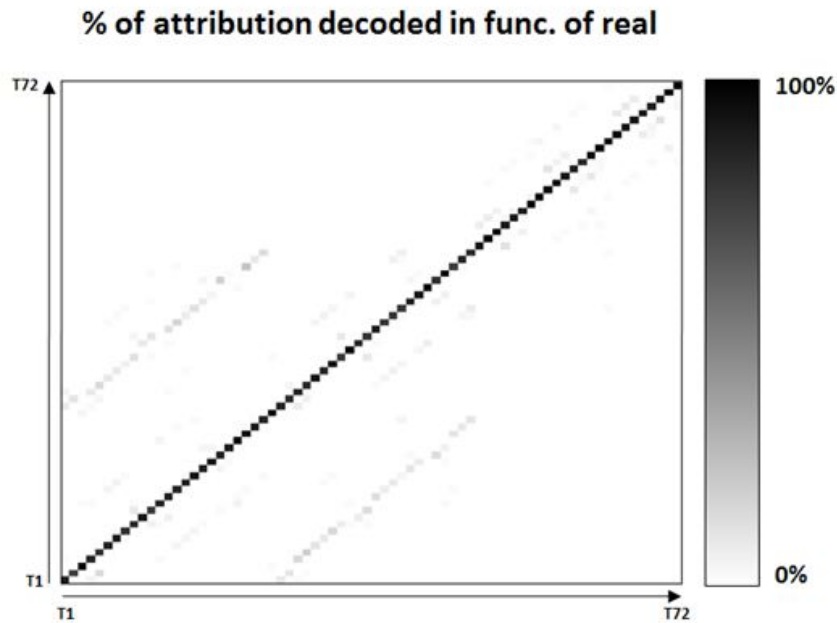


Figure 26 : *Matrice de confusion présentant la performance de décodage moyenne sur les quatre sujets. L'axe horizontal représente les tâches réellement effectuées par les sujets (T1 à T72), et l'axe vertical les tâches décodées par l'algorithme (T1 à T72). Chaque valeur de la matrice $C(i,j)$, à l'intersection de la ligne i et de la colonne j , est le pourcentage d'essais où le sujet effectuait la tâche i et l'algorithme décodait l'essai comme étant la tâche j . Une case est noire si le décodage est juste à 100% pour la tâche considérée, et blanche si ce décodage est faux pour tous les essais (0% de décodage correct).*

2.2.5. Plausibilité de la modularité

Afin de tester la plausibilité de la décomposition Espace×Temps en terme fonctionnel, la performance de décodage obtenue pour la décomposition en synergies a été comparée avec celle obtenue pour le même nombre de paramètres calculés directement à partir des enregistrements EMG (i.e. sans hypothèse de modularité). La performance de décodage de la décomposition Espace×Temps a été calculée pour chaque sujet pour 9, 16 et 25 paramètres (i.e. $(N,P)=(3,3)$, $(N,P)=(4,4)$ et $(N,P)=(5,5)$ respectivement).

La métrique de décodage a ensuite été utilisée pour le même nombre de paramètres (9, 16 et 25) tirés directement des activités EMG, selon trois procédures différentes :

1) La première prend en compte les dimensions spatiale et temporelle à l'intérieur des activités musculaires. Un nombre $M=N$ de muscles est choisi aléatoirement. L'activité de chaque muscle est alors divisée en $B=P$ intervalles temporels (« bins »). Les paramètres recherchés sont obtenus en calculant la RMS de l'activité du muscle sur chaque intervalle de temps. Cette procédure est réalisée vingt fois pour chaque nombre M de muscles aléatoirement choisi.

2) La deuxième consiste à prendre l'activité moyenne de $M=N \times P$ muscles, choisis aléatoirement, sur tout l'essai ($B=1$). Cette procédure est réalisée vingt fois pour chaque nombre M de muscles aléatoirement choisi.

3) La troisième utilise un muscle parmi les trente ($M=1$), ensuite décomposé en $B=N \times P$ intervalles. On répète la troisième procédure pour chacun des trente muscles.

Il est important de comprendre que ces trois procédures se basent uniquement sur l'activité musculaire. Cet ensemble de paramètres ne permet donc pas, contrairement aux modules, une reconstruction de l'activité musculaire de base (i.e. une évaluation par la métrique VAF).

La Figure 27 représente la performance de décodage pour ces trois procédures comparée à celle obtenue par la décomposition Espace×Temps. Les valeurs présentées (Figure 27) pour le décodage basé sur les activités musculaires correspondent à l'intervalle de 95% de confiance sur les 20 répétitions effectuées. Pour tous les sujets, la performance de décodage la plus élevée vient de la décomposition Espace×Temps, confirmant l'efficacité de la décomposition par rapport aux activations musculaires brutes. Les performances les plus faibles sont obtenues pour la procédure $B=N \times P$ (courbe rouge), suggérant que la dimension temporelle est la moins représentative des différences entre nos tâches motrices. A l'inverse, la procédure prenant en compte principalement les valeurs spatiales ($M=N \times P$, courbe verte) montre les meilleures performances des trois procédures testées. Ces résultats suggèrent, en accord avec l'observation des modules, que les différences entre les tâches motrices testées (tâche de pointage) sont davantage de nature spatiale que temporelle.

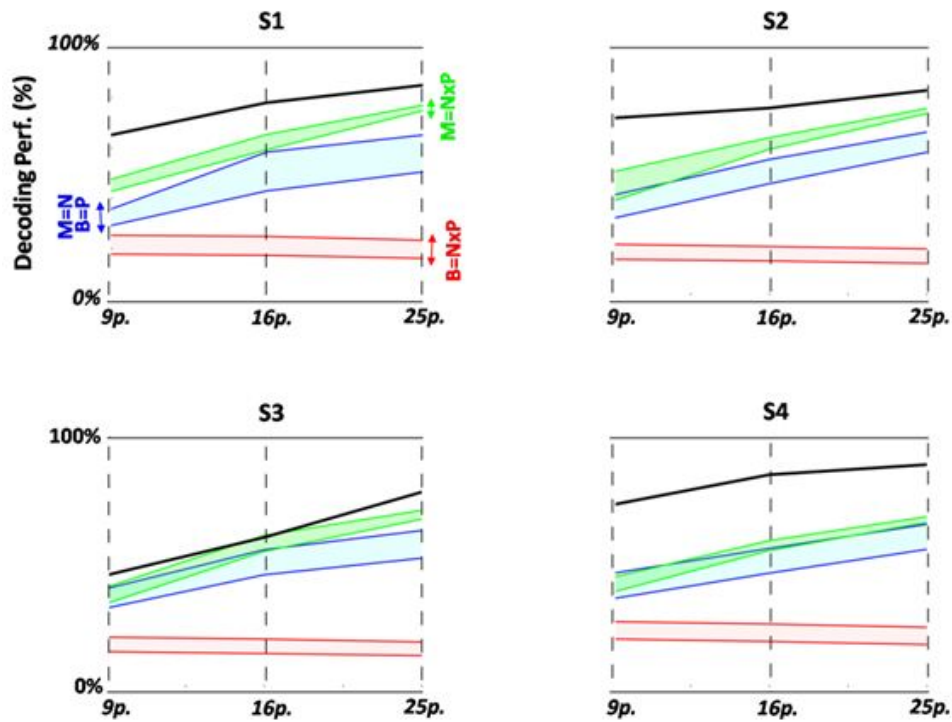


Figure 27 : Comparaison des performances de décodage sur la base des modules spatiaux et temporels de la décomposition Espace×Temps (noir), et des trois procédures utilisant les activités musculaires ($M=N \times P$ en vert, $M=N$ et $B=P$ en bleu, et $B=N \times P$ en rouge). L'intervalle de 95% de confiance est représenté pour les trois procédures utilisant les activités musculaires. On représente ces valeurs pour 9, 16 et 25 paramètres.

Afin d'évaluer plus en détails l'efficacité de la modularité Espace×Temps par rapport aux activations musculaires sans organisation modulaire, nous évaluons la performance de décodage réalisable par la prise en compte de tous les muscles. Cette nouvelle procédure de décodage évalue un nouvel ensemble de paramètres basés cette fois sur les trente muscles, pour un nombre grandissant d'intervalles de temps (1 à 60). Les résultats de ce décodage sont présentés dans la Figure 28. La performance de décodage maximale sur la base des activités musculaires est de 94% en moyenne sur les sujets. Cette performance est atteinte pour quatre intervalles de temps par muscles (i.e. $4 \times 30 = 120$ paramètres, courbe noire). L'augmentation du nombre d'intervalles est accompagnée d'une diminution de la performance de décodage une fois le pic de 94% atteint. A partir de 10 intervalles

(i.e. 300 paramètres) cette diminution est plus rapide et passe en dessous de 80%.

Le décodage basé sur les muscles atteint 84% de moyenne pour 100 paramètres (N=10 et P=10). Toutefois, pour un nombre plus petit de paramètres, la performance de décodage associée à la décomposition Espace×Temps est plus élevée que celle obtenue en utilisant des paramètres issus des activités musculaires (e.g. pour les modules, 25 paramètres : 84% et pour les muscles, 30 paramètres : 75%).

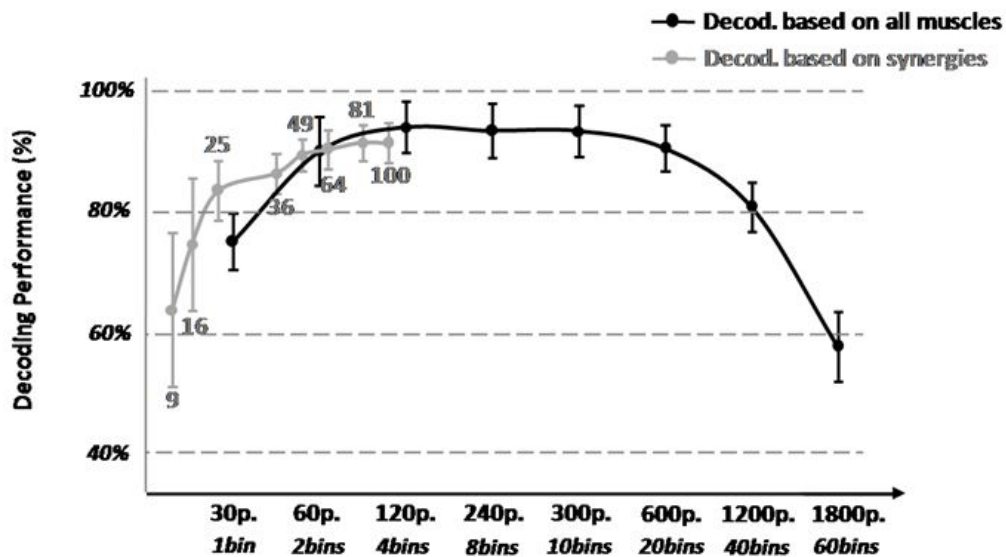


Figure 28 : Comparaison des performances de décodage en utilisant les synergies musculaires (en gris, évaluée sur 9, 16, 25, 36, 49, 64, 81 et 100 paramètres) et les paramètres basés sur l'activité des trente muscles séparés en un nombre croissant d'intervalles temporels (1 à 60 intervalles).

2.3. DISCUSSION

Le but de cette première étude était de mettre à l'épreuve l'hypothèse d'un contrôle modulaire du mouvement par l'étude des synergies musculaires. De nombreuses études ont mis en évidence chez l'humain et l'animal la présence de régularités dans les enregistrements EMG, dont la combinaison reconstruit les activités EMG brutes. Au niveau neural, les synergies musculaires semblent stockées aux niveaux spinal et sous-cortical et leur contrôle sous-tendu en grande partie par le cortex moteur primaire. De nombreuses recherches restent à réaliser pour comprendre plus en détails l'implémentation de ces synergies ; en particulier la nature des modules recherchés est encore discutée et les méthodes actuelles d'extraction et d'évaluation ne sont pas suffisantes pour valider définitivement l'hypothèse des synergies musculaires car plusieurs explications alternatives existent.

Dans cette partie expérimentale, nous avons tenté d'extraire des synergies musculaires à partir d'un ensemble de données composé de 72 tâches différentes (i.e. mouvements bien distincts) impliquant le corps tout entier (enregistrement bilatéral de 30 muscles des jambes, du tronc et des bras). L'extraction de régularités dans un nombre aussi important de tâches motrices différentes est pertinente dans l'optique d'évaluer de manière critique l'hypothèse de modularité. En effet, un nombre trop limité de tâches motrices conduirait à l'impossibilité de tester dans quelle mesure la décomposition en synergies donne une description fonctionnellement pertinente vis-à-vis de l'exécution des tâches motrices. Une autre limite importante posant souvent problème est la multitude de modèles mathématiques à disposition, définissant chacun des synergies de nature très différente. La nature des invariants recherchés dépend généralement de l'action étudiée : par exemple les modules spatiaux sont régulièrement décrits pour des tâches de pointage, alors que les modules temporels sont plus souvent extraits pour des mouvements rythmiques comme la locomotion. Le choix d'un modèle a également des répercussions sur le degré de simplification de la commande motrice et sur la quantité d'informations encodée par le SNC. Certains

modèles ne réduisent pas autant la dimensionnalité que d'autres, le plus efficace de ce point de vue étant le modèle « time-varying » de A. d'Avella (D'Avella et al., 2006) et le moins efficace étant le modèle spatial qui nécessite la donnée de coefficients d'activations temporels pour chaque mouvement (Tresch et al., 1999a). Pour restreindre la dépendance de l'étude au modèle utilisé, nous avons choisi d'utiliser un modèle unifiant et généralisant les modèles classiques de synergies musculaires. Ce modèle est appelé Espace×Temps et prend en compte ces deux dimensions différentes de la commande motrice, en recherchant simultanément des modules temporels et des modules spatiaux dans les enregistrements EMG. En outre, par cette démarche les résultats obtenus ici restent directement comparables avec ceux d'études antérieures étudiant des invariants purement spatiaux ou purement temporels. Enfin la qualité des synergies extraites est généralement évaluée uniquement par la capacité de ces modules à reconstruire les enregistrements musculaires d'origine. Ceci est un facteur limitant puisque l'utilisation d'un tel critère ne peut permettre de falsifier l'hypothèse des synergies. En effet, une méthode de réduction de dimensionnalité permettra toujours d'obtenir une VAF relativement importante quitte à inclure assez de modules. Les EMG étant des données plutôt bruitées il est également difficile d'établir un seuil indiquant fidèlement la plausibilité d'une décomposition en synergie. De plus, si le SNC utilise effectivement des synergies musculaires pour la production du mouvement, ces modules doivent constituer une représentation du mouvement à la fois au niveau musculaire (approximation des activités musculaires) et fonctionnel (discrimination des tâches effectuées). Pour cette étude, nous introduisons donc une métrique supplémentaire évaluant la capacité des décompositions modulaires à retrouver la tâche réalisée par les sujets sur chaque essai. En outre, cette métrique améliore la sélection du plus petit nombre de modules nécessaires à l'explication des données, en ne tenant compte que de la variabilité utile pour la description de la tâche (i.e. évitant l'analyse de bruits relatifs aux méthodes d'enregistrement).

Les résultats de cette étude montrent la plausibilité d'une décomposition en un petit nombre de synergies musculaires pour expliquer aux niveaux fonctionnel et

musculaire un grand nombre de tâches différentes. Dans cette partie, nous discuterons les détails de ces différentes évaluations et les implications de ces résultats pour les questions de l'existence et de la nature des synergies au sein du SNC.

2.3.1. Une modularité temporelle et spatiale

Nous montrons dans cette étude qu'un petit ensemble de synergies spatiales et temporelles est capable de décrire les activités musculaires du grand nombre de mouvements proposés.

Les synergies temporelles extraites sont des profils temporels possédant chacun un pic d'activation. Ces quatre pics d'activation se succèdent dans le temps, permettant ainsi de prendre en compte toute la temporalité des mouvements. Ces quatre modules sont très similaires entre les sujets. De plus, l'ajout d'une synergie temporelle supplémentaire n'améliore pas significativement la description de la tâche réalisée. Ce résultat suggère que l'essentiel de l'information temporelle pertinente pour la description de la tâche est contenu dans ces quatre profils temporels. Ces modules pourraient correspondre à des phases différentes du mouvement (i.e. stabilisation posturale au point de départ, initiation du mouvement, décélération, et stabilisation posturale au point d'arrivée). Des observations de ce type ont déjà été réalisées montrant par exemple sur un mouvement du bras dans le plan horizontal un pattern temporel triphasique (Chiovetto et al., 2013; Delis et al., 2014). Les bouffées de ce pattern triphasique codaient successivement l'impulsion nécessaire pour initier le mouvement, l'arrêt du mouvement au temps voulu, et la stabilisation finale du mouvement. Les trois phases observées dans ces études antérieures ne rendaient pas compte de la stabilité au point de départ, peu nécessaire lors d'une tâche assise de mouvement du bras. Dans notre tâche, le point de départ n'était pas une position libre de repos mais une des neuf cibles à atteindre. La stabilité du point de départ devient alors un paramètre pertinent que le système doit contrôler, comme en témoigne

la présence d'un module temporel supplémentaire. Toutefois des études supplémentaires seraient nécessaires pour répondre à cette question, en particulier l'étude fine des muscles principalement impliqués dans chacune de ces phases.

Dans notre étude, le nombre de synergies spatiales extraites varie entre les sujets de 4 à 7. Les modules extraits sont tous composés de muscles de parties du corps différentes et des deux hémicorps, suggérant que les groupements effectués par l'algorithme ne sont pas de pures conséquences anatomiques ni le résultat d'un couplage biomécanique. Les modules spatiaux extraits interviennent chacun dans la réalisation de l'ensemble des tâches motrices, à différents niveaux d'activation. Inversement le décodage de chaque tâche nécessite l'intervention de plusieurs modules spatiaux. Ces résultats indiquent que les modules extraits ne sont pas spécifiques d'une tâche mais sont plutôt des groupements relatifs à des fonctions présentes dans différentes tâches (Tresch et al., 1999b; Torres-oviedo et al., 2006). Au contraire de la dimension temporelle, les modules spatiaux sont variables entre les sujets. Ce résultat peut s'expliquer par la prise en compte d'un grand nombre de muscles sur le corps tout entier, et l'introduction de tâches complexes nécessitant notamment la coordination entre maintien de l'équilibre et atteinte des cibles. Ces conditions pourraient favoriser l'utilisation de stratégies motrices différentes entre les sujets. A la différence des patterns temporels (tous les mouvements commencent à l'arrêt et finissent à l'arrêt avec un pic de vitesse au milieu), les patterns spatiaux sont aussi affectés par des paramètres propres à l'individu tel que la conductance de la peau, la couche graisseuse, la puissance de chaque muscle etc. Il ne semble donc pas anormal de voir plus de différences entre les individus au niveau spatial que temporel. Les différences observées seraient ainsi les conséquences d'un recrutement de modules différents entre les sujets ou de disparités inhérentes à la mesure EMG sur des individus différents. Ces résultats confirment en tout cas la nécessité d'effectuer aussi des analyses sujet par sujet pour comprendre les règles de fonctionnement du contrôle moteur. De plus, cette étude pose la question de la robustesse des synergies

musculaires à travers les sujets et des mécanismes d'apprentissage liés à la construction des synergies musculaires.

Comme évoqué en introduction, si une organisation modulaire du contrôle moteur existe, les décompositions faites doivent répondre à deux contraintes. D'abord, la décomposition doit opérer une réduction de dimensionnalité significative. Dans notre cas, le nombre de paramètres utiles pour spécifier un mouvement est compris entre 16 (4x4) et 28 (4x7) alors que 1500 (50x30) paramètres constituaient chaque pattern musculaire original. Théoriquement, la commande motrice vit d'ailleurs dans un espace de dimension infinie (en temps continu) mais le résultat précédent est donné après discrétisation du temps (50 pas par essai) pour l'utilisation de l'algorithme d'extraction. De plus, les coefficients d'activation associés aux modules doivent être en lien direct avec la tâche réalisée. Autrement dit, le recrutement essai-par-essai des modules devrait permettre de retrouver la tâche réalisée à chaque essai par le sujet. Cette deuxième contrainte, nécessite d'éviter tout moyennage (une pratique habituelle dans l'étude des synergies) afin d'investiguer la façon dont les tâches sont décrites dans l'espace des synergies. Même si les algorithmes n'optimisent que l'erreur de reconstruction (VAF), il reste nécessaire de vérifier à posteriori cette capacité de discrimination.

2.3.2. Evaluation fonctionnelle de la décomposition

Afin de comprendre le lien entre les modules extraits et la performance de chaque sujet, nous avons donc appliqué la méthode de décodage de la tâche essai par essai, développée par (Delis, Berret, Pozzo, & Panzeri, 2013a). Les modules spatiaux et temporels extraits représentent des invariants. La modulation des synergies musculaires effectuée par le SNC est représentée par les coefficients d'activation associés à chaque essai et couple de modules. La question de la fonctionnalité des synergies peut ainsi se poser de la façon suivante : est-il possible d'identifier la tâche réalisée sur la seule base des coefficients

d'activation ? Une réponse positive à cette question prouverait que le niveau d'activation de chaque synergie spatiale ou temporelle encode directement la tâche réalisée (ici un mouvement du corps d'un point à un autre).

Le nombre important de tâches motrices testées augmente la probabilité de confusion entre différentes tâches lors du décodage (niveau de chance = 1.4%) ; malgré tout le pourcentage de décodage moyen calculé reste très élevé (86%). En particulier, les modules spatiaux ont une puissance de décodage plus grande que les modules temporels quel que soit le nombre de modules considérés. La nature des tâches testées est sans doute en cause dans ce résultat. Bien que les mouvements étudiés soient très différents spatialement, ils se rapportent tous à une tâche de pointage. Il est probable que le timing de tels mouvements soit similaire expliquant le peu d'informations discriminantes portées ici par les modules temporels. L'utilisation des méthodes développées dans cette thèse doit donc être poursuivie afin d'étudier des mouvements plus variés encore que ceux testés ici (e.g. l'étude simultanée de différentes conditions de pointage et de locomotion).

Il est intéressant de noter que la performance de décodage observée ici est plus élevée que celle obtenue pour un mouvement du bras dans le plan comportant moins de degrés de liberté et de muscles enregistrés (86% versus 80%, (Delis et al., 2013a)), malgré la forte diminution du niveau de chance. Toutefois, l'étude de (Delis et al., 2013a) se concentrait uniquement sur l'extraction de synergies spatiales, ne tenant ainsi pas compte des informations temporelles (même si celles-ci sont faiblement discriminatives ici). En outre, le nombre de modules spatiaux extraits par (Delis et al., 2013a) était de quatre pour chaque sujet, donc généralement inférieur aux nombres considérés ici. Le nombre de modules utilisés est clairement dépendant de la complexité et du nombre de tâches motrices ce qui renforce la nécessité de tester ces décompositions sur un nombre important de mouvements.

De manière surprenante, nous avons également montré que la prise en compte de l'information présente dans l'ensemble des muscles (30 paramètres au minimum,

en prenant la rms de chaque muscle), produit une performance de décodage similaire à celle calculée sur la base des synergies musculaires. Ce résultat prouve la capacité de la décomposition Espace×Temps à prendre en compte l'essentiel de la variabilité lié à la réalisation de la tâche. La diminution observée lorsque l'on augmente le nombre de paramètres pris pour chaque muscle (à partir de 300 paramètres au total, 8 valeurs rms par muscle) pourrait être liée à l'augmentation du bruit présent dans les enregistrements EMG. L'utilisation de la performance de décodage, au contraire de la métrique VAF, permet de faire abstraction de ce bruit pour sélectionner la décomposition la plus pertinente pour la tâche réalisée. De plus, une ligne de cassure claire est visible uniquement sur les graphiques représentant la performance de décodage, ce qui facilite la sélection du plus petit nombre de modules nécessaires.

En résumé, malgré l'augmentation de la complexité, la décomposition en un nombre restreint de modules invariants ou synergies musculaires reste possible. En particulier, la combinaison de ces modules reconstruit les enregistrements musculaires, et la modulation des synergies (via les coefficients d'activation) discrimine correctement les tâches motrices effectuées à chaque essai. Pour finir la décomposition opère également une réduction de dimensionnalité effective. Ces résultats apportent un solide soutien à l'hypothèse des synergies musculaires. Toutefois certaines questions restent en suspens notamment le mode de contrôle par lequel ces synergies sont combinées et le substrat nerveux sous-tendant leur activation et leur stockage.

3. DEUXIEME PARTIE EXPERIMENTALE

3.1. MATERIELS ET METHODES

3.1.1. Protocole et passation

Participants: 30 sujets (21 hommes, âge: 26 ± 3 (21:30) ; poids 69.9 ± 15.8 kg; taille 1.76 ± 0.08 m) volontaires pour participer à l'expérimentation. Tous les sujets testés étaient droitiers, avec une vision normale ou corrigée à la normale et sans trouble moteur. Les sujets n'étaient pas en connaissance des objectifs et/ou des hypothèses de l'étude avant la passation.

Tâche: Les sujets, debout, devaient atteindre avec leurs deux index une surface homogène positionnée devant eux (**Figure 29**). Aucun point saillant n'était indiqué visuellement (sur la surface) ou oralement (dans les consignes). La surface était un drap uniforme et opaque tendu sur un cadre en bois ($2,5 \times 1,5$ m H×L). Construite ainsi la zone à pointer était suffisamment souple pour que les sujets ne puissent pas s'appuyer dessus, et qu'aucune marque n'apparaisse suite à l'atteinte répétée d'une zone particulière. Des pré-tests ont été conduits pour déterminer la distance entre les épaules des sujets au repos et la surface à atteindre (130% de la longueur du bras des sujets), et l'angle d'inclinaison de la surface par rapport à la verticale (15 degrés). Ces paramètres ont permis l'obtention d'une large région atteignable (H=1.6m en moyenne entre les sujets), tout en obligeant les sujets à prendre en compte leur stabilité posturale.

L'instruction donnée à chaque participant était la suivante: « Lorsque vous serez prêt, allez toucher la surface avec vos deux index simultanément. Réalisez le mouvement le plus spontané possible et à vitesse naturelle. Le but est d'atteindre le drap, vous pouvez l'atteindre où vous voulez. La seule contrainte est de ne pas décoller les pieds du sol ».

Les deux bras ayant à se mouvoir simultanément, les mouvements réalisés par les sujets dans cette tâche sont principalement dans le plan para-sagittal (comme déjà démontré dans (Berret et al., 2009)). Nous nous limiterons donc à l'étude de l'hémicorps gauche, et aux déplacements réalisés dans le plan para-sagittal.

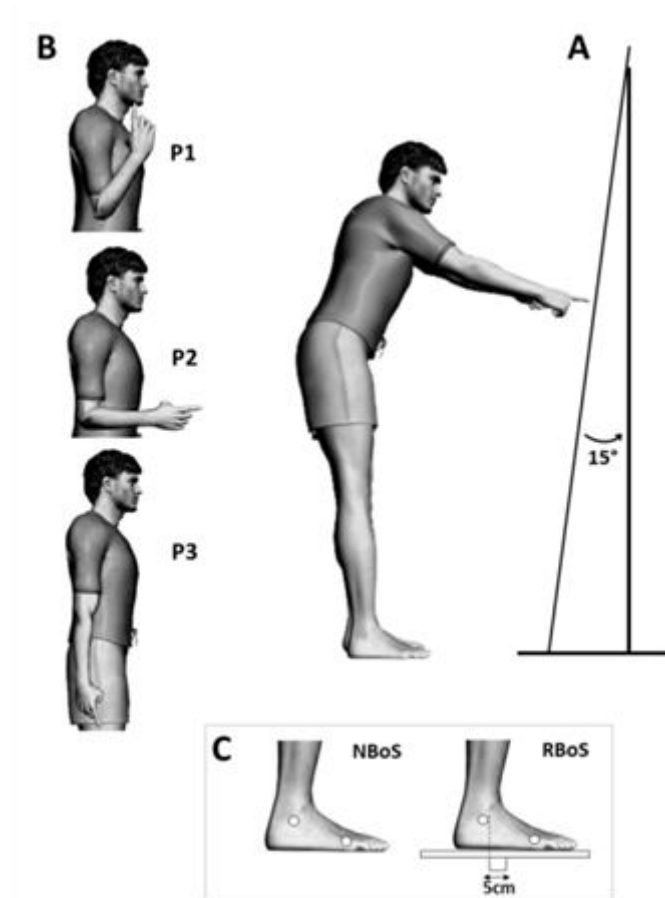


Figure 29: Illustration du paradigme expérimental de l'étude 2. A. Représentation du positionnement de la surface par rapport aux sujets (distance épaule-surface : 130% de la longueur du bras). B. Les trois positions initiales, P1, P2 et P3 demandées aléatoirement aux sujets. C. Les deux bases de support, normale à gauche et réduite à droite.

Afin d'éviter un effet d'habituation et d'étudier l'impact d'un changement de conditions initiales, trois postures de départ étaient demandées dans un ordre aléatoire. On note P1, P2 et P3, les trois postures de départ consistant respectivement à: mains sur les épaules, avant-bras à 90 degrés du tronc, et bras le long du corps (Figure 29.B).

L'expérience consistait en deux blocs expérimentaux successifs, correspondant chacun à une condition d'équilibre (Figure 29C). Dans chaque bloc, la tâche était réalisée 44 fois par le sujet (20 pour P3, 12 pour P2, et 12 pour P1), soit 88 mouvements de pointage au total.

Dans le premier bloc, nommé base de support normal (NBoS), les sujets devaient atteindre la surface, avec les pieds directement posés sur le sol (Figure 29C, gauche), aucune contrainte d'équilibre n'était ajoutée.

Dans le second bloc, nommé base de support réduite (RBoS), les sujets devaient atteindre la surface, avec les pieds posés sur une base de support réduite (Figure 29C, droite). Cette base de support était composée d'un carré de bois de 40 cm de côté, sous lequel était fixée au centre une pièce de bois rectangulaire de 5cm de haut, 5cm de large et 40 cm de long. Les pieds des sujets étaient positionnés de telle sorte que la projection de la malléole sur le sol coïncide avec la limite arrière de la pièce rectangulaire. Dans cette condition expérimentale, les sujets devaient atteindre la surface sans déplacer les pieds sur la base de support, ni perdre l'équilibre. La base de support réduite ayant une hauteur totale de 10 cm, la surface à pointer a également été surélevée de 10 cm afin de conserver l'angle et la distance des sujets à la surface.

Dans une première expérience contrôle, dix sujets participant à l'expérimentation principale, ont effectué un troisième bloc expérimental. A partir de la base de support normale (NBoS), chaque sujet devait atteindre une cible saillante placée à la position moyenne qu'il avait atteinte dans le premier bloc expérimental (i.e. pointage d'une surface homogène, NBoS). Chaque sujet réalisait le même nombre d'essais que dans les deux premiers blocs (44 mouvements de pointages, 20 pour P3, 12 pour P2 et P1).

Dans une deuxième expérience contrôle, six sujets participant à l'expérimentation principale, mais pas à la première expérience contrôle, ont effectué un autre troisième bloc expérimental. Ce contrôle avait pour objectif de vérifier que les changements de comportement potentiellement induits par la condition RBoS (par rapport à NBoS) n'était pas dus à une impossibilité biomécanique empêchant la stratégie précédente d'être réalisée. Nous avons observé en particulier si les sujets pouvaient atteindre les mêmes positions finales du doigt dans les deux conditions d'équilibre (NBoS et RBoS). A partir de la base de support réduite (RBoS), chaque sujet devait atteindre une cible saillante placée à la position moyenne qu'il avait atteinte dans le premier bloc expérimental (i.e. pointage

d'une surface homogène, NBoS). Cette fois, chaque sujet ne réalisait que 10 essais et uniquement à partir de la posture initiale P3. Pour les 24 sujets ne participant pas à cette expérience contrôle, le même test a été réalisé mais vérifié visuellement.

3.1.2. Matériels

Les mouvements en 3 dimensions des sujets furent enregistrés par un système de capture du mouvement (Vicon, Oxford, UK). Dix marqueurs retro réfléchissants (15 mm de diamètre) positionnés à des points anatomiques précis de l'hémicorps droit (cantus externe de l'œil, meatus auditif, processus acromial, condyle latéral de l'humérus, processus ulnarstyloid, extrémité de l'index, grand trochanter, partie externe de l'articulation du genou, malléole externe, et cinquième métatarse de la tête du pied) furent enregistrés par sept caméras (fréquence d'échantillonnage: 100Hz).

Les déplacements du centre de pression ont été enregistrée par une plateforme de force (AMTI BP400600, BIOMETRICS France, Gometz-le-Châtel) à une fréquence d'échantillonnage de 1000Hz.

3.1.3. Analyse des résultats

Les analyses ont été réalisées par des algorithmes écrits en Matlab (Mathworks, Natick, MA) à partir de la position des marqueurs et du CdP. Les signaux cinématiques ont d'abord été filtrés (filtre passe bas, fréquence de coupure de 10Hz) par un filtre Butterworth d'ordre 5 (fonction `filtfilt` de Matlab) puis normalisés à 200 pas, par un algorithme d'interpolation (fonction `spline` de Matlab).

Le système de capture du mouvement a été calibré pour que les axes X, Y et Z correspondent respectivement aux axes horizontal (H), antéropostérieur (AP) et vertical (V). Les mouvements réalisés par les sujets dans cette tâche étant principalement dans le plan parasagittal (i.e. le plan YZ), nous avons considéré

seulement les dimensions antéropostérieure et verticale des mouvements (i.e. Y et Z).

Les débuts et fins de chaque mouvement de pointage ont été identifiés comme les moments où la vitesse de l'index droit dépassait ou revenait respectivement, à 5% de sa valeur maximale (Berret et al., 2009).

La position du centre de masse (CdM) a été estimée par un modèle mathématique de 8 segments rigides (tête, tronc, cuisse, bas de la jambe, pied, bras, avant-bras et main ; voir Figure 30), une procédure standard décrite dans (Winter, 1990). Les principaux paramètres du mouvement ont été calculés (Berret et al., 2009): durée du mouvement, vitesse maximale, vitesse moyenne, TPV (i.e. "time to peakvelocity" : moment d'apparition du pic de vitesse rapportée à la durée totale de l'essai). Six angles intersegmentaux ont également été définis : cheville, genou, hanche, épaule, coude, poignet (Figure 30).

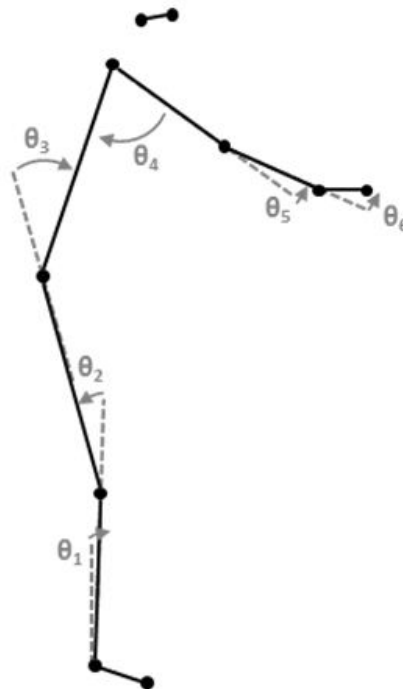


Figure 30 : Illustration des marqueurs, segments et angles intersegmentaux calculés (au niveau du marqueur cheville : θ_1 , genou : θ_2 , hanche : θ_3 , épaule : θ_4 , coude : θ_5 , et poignet : θ_6).

Pour les analyses statistiques, l'étude de la normalité des échantillons de données a été réalisée par une vérification visuelle sur des graphiques quantile-quantile (fonction qqplot de Matlab). Des Anova à un facteur ont également été réalisées pour analyser l'effet des différentes conditions sur certains paramètres du mouvement. Quand cela était nécessaire, des tests post-hoc furent conduits (Test de Tuckey, seuil de significativité : 0.01).

3.1.4. Modélisation

Description du système. Le corps humain a été modélisé par un modèle de 6 segments rigides (Figure 30) se déplaçant dans le plan para sagittal.

D'après le formalisme Lagrangien, la dynamique d'un tel système peut être décrite par l'équation suivante :

$$\tau = M(\theta)\ddot{\theta} + C(\theta, \dot{\theta})\dot{\theta} + G(\theta)$$

où les variables $\theta = (\theta_1, \theta_2, \theta_3, \theta_4, \theta_5, \theta_6)^T$ et $\tau = (\tau_1, \tau_2, \tau_3, \tau_4, \tau_5, \tau_6)^T$ renvoient respectivement aux positions angulaires et couples musculaires associés. Les matrices M, C et G, représentent respectivement les forces d'inertie, de Coriolis, et de gravité.

Ces équations sont couramment utilisées dans le domaine du contrôle moteur pour décrire la dynamique du système musculosquelettique. Pour un système possédant un nombre important de degrés de liberté, comme le nôtre, une telle estimation analytique de la dynamique du système est peu efficace d'un point de vue computationnel. Pour implémenter efficacement notre méthode de contrôle optimal, nous avons donc utilisé un algorithme récursif de Newton Euler. Plus précisément, la dynamique du système a été calculée par le formalisme des vecteurs spatiaux développé par R. Featherstone (Featherstone, 2008). Nous avons utilisé son implémentation Matlab disponible gratuitement sur le site internet de l'auteur (<http://royfeatherstone.org/spatial/>).

La dynamique décrite ci-dessus a été complétée par des équations rendant compte de la propriété filtre passe-bas des muscles squelettiques. Un modèle simple de la dynamique des muscles a été considéré, et la dérivée des couples

musculaires choisie comme variable contrôle (i.e. un filtre passe-bas de premier ordre). Contrôler la dérivée des couples musculaires permet de prendre en compte la trajectoire lisse des couples (« smoothness ») et la forme des profils d'accélération classiquement observée chez l'humain (Winters and Stark, 1985). Tout cet ensemble (avec la dynamique des segments décrites ci dessus) est appelé système de contrôle et noté (Σ).

Implémentation de la méthode de contrôle optimal. Le but de l'algorithme de contrôle optimal est de minimiser un certain critère d'optimalité J , en prenant en compte les contraintes associées à la tâche, la dynamique du système et les données anthropométriques permettant d'adapter le système générique à chaque sujet.

Mathématiquement, le problème peut être formalisé comme suit : trouver un contrôle admissible u et la trajectoire admissible correspondante q , du système (Σ), liant le point source A au point final B en un temps T , et en minimisant le coût J . Nous appelons admissible une trajectoire ou un contrôle qui respectent les contraintes imposées à l'état ou au contrôle respectivement (Kirk, 2004).

La trajectoire q est définie par les positions, vitesses et accélérations des angles articulaires et notée $q = (\theta_i, \dot{\theta}_i, \ddot{\theta}_i)_{1 \leq i \leq 6}$. La dynamique du système considéré est non linéaire et les fonctions de coût potentielles non quadratiques, ce qui peut rendre difficile la résolution du problème de contrôle optimal. Pour résoudre cette difficulté, nous avons procédé comme suit : le système formé par la dynamique des segments et des muscles forme un système de contrôle qui peut être rendu linéaire par un changement de coordonnées. La dynamique non linéaire du système est réduite à une dynamique linéaire en contrôlant la dérivée de l'accélération angulaire, plutôt que la dérivée des couples musculaires. La variable contrôle est donc remplacée par le jerk angulaire ($u = (\ddot{\ddot{\theta}}_i)_{1 \leq i \leq 6}$). Ce changement de contrôle permet de laisser la complexité du problème au coût utilisé qui peut être non quadratique dans l'espace des contrôles et des états. Un minimum de jerk angulaire sera par exemple quadratique, alors qu'un minimum de changement des couples sera non quadratique.

Dans cette étude, nous avons testé cinq coûts, couramment utilisés dans la littérature du contrôle moteur (voir équations dans Tableau 1) : Jerk angulaire (« Angular Jerk », (Hogan, 1984; Wada et al., 2001)), Travail absolu (« Absolute Work », (Berret et al., 2008, 2011b)), Somme des couples (« Sum of Torques », (Kuo, 1993; Atkeson and Stephens, 2008; Bonnet et al., 2011)), Couple à la Cheville (« Ankle Torque », (Stephens, 2007)), Taux de changement des Couples (« Torque Change », (Uno et al., 1989; Nakano et al., 1999)).

Tableau 1 : Equations associées à chaque coût testé : jerk angulaire, travail absolu, taux de changement des couples, somme des couples, couple à la cheville.

Cost	Equation
Angular Jerk	$C = \int_0^T \sum_{i=1}^6 \ddot{\theta}_i^2 dt$
Absolute Work	$C = \int_0^T \sum_{i=1}^6 \dot{\theta}_i \tau_i dt$
Torque Change	$C = \int_0^T \sum_{i=1}^6 \dot{\tau}_i^2 dt$
Sum of Torques	$C = \int_0^T \sum_{i=1}^6 \tau_i^2 dt$
Ankle Torque	$C = \int_0^T \tau_1^2 dt$

Le point source A (posture initiale) et le temps T (durée du mouvement) ont été définis par les valeurs moyennes enregistrées pour ces valeurs pour chaque sujet. Les vitesses et accélérations au départ et à l'arrivée ont été fixées à 0, pour respecter la consigne donnée aux sujets d'atteindre une posture d'équilibre au début et à la fin du mouvement. Les paramètres anthropométriques comme le moment d'inertie, le poids et la taille des segments ainsi que la distance épaule-surface ont été ajustés individuellement par rapport aux valeurs réelles, et aux tables anthropométriques de Winter (Winter, 1990). La définition individuelle de ces variables permet de simuler des mouvements au plus proche des conditions réelles des sujets pendant l'expérience.

Dans cette expérience, le point final B était une surface, d'équation :

$$-\sin(\alpha)(S_y - R_y) + \cos(\alpha)(S_z - R_z) = 0$$

où $S=(S_y, S_z)$ et $R=(R_y, R_z)$ sont les coordonnées moyennes de la position finale de l'index pour les mouvements simulés et enregistrés respectivement. Le paramètre α correspond à l'angle de la surface avec la verticale (fixé à 15°).

Afin de compléter la formulation du problème de contrôle optimal, des contraintes sur les variables d'état et de contrôle ont été ajoutées. La précision avec laquelle la position finale de l'index devait vérifier l'équation de la surface était fixée à 1cm. Afin que le mouvement simulé respecte les limites biologiques humaines, chaque angle a été limité par une valeur maximale et minimale, déduites des valeurs enregistrées sur tous les sujets et tous les essais. Une contrainte dite de chemin a été imposée aux mouvements antéropostérieurs du CdP et de la projection verticale du CdM. Ceux-ci devaient rester dans la base de support (normale ou réduite selon la condition), afin d'assurer le maintien de l'équilibre, contrainte imposée aux sujets. La base de support a été définie par un pourcentage de la distance (D) du marqueur malléole au marqueur 5^e métatarse du pied pour chaque sujet ($y=0$ étant la position du marqueur malléole). Dans la condition NBoS, les mouvements antéropostérieurs des deux variables, devaient rester dans l'intervalle $[0.05, 1.5] \times D$. Pour la condition RBoS, cet intervalle était fixé à $[0.05, 0.8] \times D$. Dans notre modèle, la position du CdP a été inférée des couples et forces musculaires obtenus par un algorithme de dynamique inverse. Plus précisément, sous l'hypothèse que les pieds étaient fixes au cours du mouvement (contrainte imposée aux sujets), la position antéropostérieure du CdP a été déduite à partir de la formule suivante (Martin et al., 2006) :

$$X_{CoP} = \frac{(M_1 - F_x d + m_0 r_0 g)}{F_y}$$

Où F_x et F_y sont les composantes horizontale et verticale de la force de réaction du sol, M_1 est le couple musculaire à l'articulation de la cheville, m_0 est la masse du pied, r_0 est la longueur du pied, et g fixé à 9.81, la constante gravitaire.

La résolution du problème de contrôle optimal défini ci-dessus a été effectuée par une technique de transcription directe, en le transformant en un problème d'optimisation non linéaire (en anglais : *non linear programming* – NLP) avec

contraintes. Une méthode pseudo spectrale de Gauss a été utilisée pour convertir le problème continu de contrôle optimal en un problème discret (via son implémentation Matlab : Logiciel GPOPS (Rao et al., 2010)). Le NLP résultant a été résolu par l'utilisation du logiciel SNOPT, bien établi pour ces problèmes (Gill et al., 2002).

Comparaison des données simulées versus réelles. Une fois le problème de contrôle optimal résolu pour les différents sujets et conditions expérimentales, pour chaque sujet, les mouvements simulés ont été comparés aux mouvements enregistrés. Pour réaliser cette comparaison, nous avons défini une métrique consistant en l'erreur quadratique moyenne (en anglais : *rootmean square error* – RMSE) entre les valeurs réelles et simulées du déplacement de chaque angle articulaire. Cette métrique est adaptée à notre problème puisqu'elle permet une prise en compte globale du mouvement en termes d'espace et de temps.

3.2. RESULTATS

3.2.1. Observations générales

La tâche motrice considérée (pointage d'une surface à partir de la position debout) met en évidence de grandes différences inter-individuelles dans les stratégies motrices utilisées, en termes de configurations angulaires et de trajectoires du CdM et du doigt. La Figure 31 présente le comportement de quatre sujets sélectionnés pour représenter la diversité des stratégies motrices. On remarque en particulier que, selon les sujets, la trajectoire du CdM peut croître (S12) ou décroître (S30) de plusieurs centimètres sur l'axe vertical.

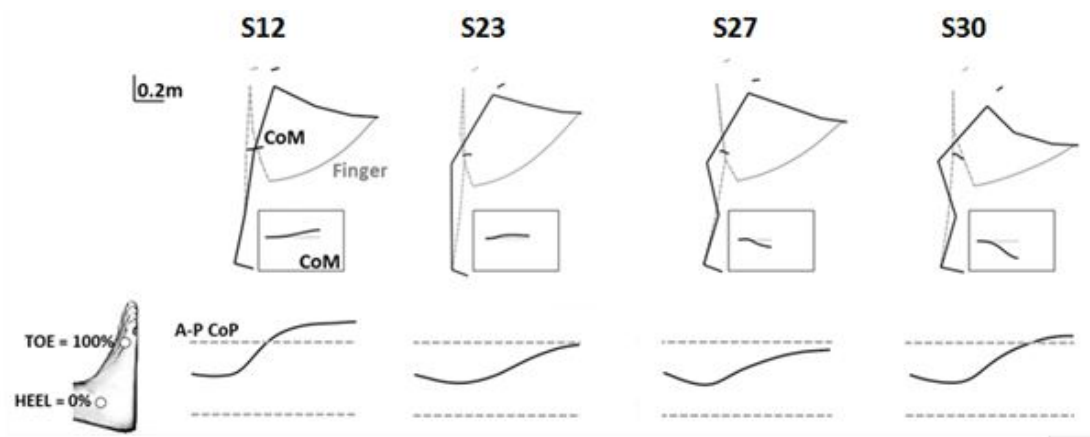


Figure 31 : Comportement de quatre sujets représentant les différences entre les trente sujets testés. Pour chaque sujet au départ de la posture initiale P3, les moyennes de la posture finale (ligne noire), la posture initiale (ligne grise pointillée) et les trajectoires du CdM (courbe noire) et du doigt (courbe grise) sont représentées. Un zoom du CdM par rapport à l'horizontale (ligne grise pointillée) est représenté dans le carré gris en bas à droite de chaque sujet. Au bas de la figure, la trajectoire moyenne du CdP, exprimée en pourcentage de la distance maléole-5^e métatarse est affichée pour chaque sujet.

On reporte dans la Figure 32, les valeurs moyennes et écarts type (à travers les trois postures initiales) des déplacements du CdM et du doigt pour chaque sujet. Les sujets sont ordonnés par ordre décroissant en fonction de l'amplitude moyenne de déplacement du CdM sur l'axe vertical (valeur positive : déplacement

vers le haut, valeur négative : déplacement vers le bas). Les trois paramètres représentés varient largement entre les sujets. On remarque que la hauteur finale du doigt (Figure 32C) évolue selon la même tendance que le déplacement vertical du CdM (Figure 32A) ($R=0.74$, $p<0.01$). Alors que les déplacements antéropostérieurs (Figure 32B) et verticaux (Figure 32A) du CdM semblent évoluer indépendamment ($R=0.17$).

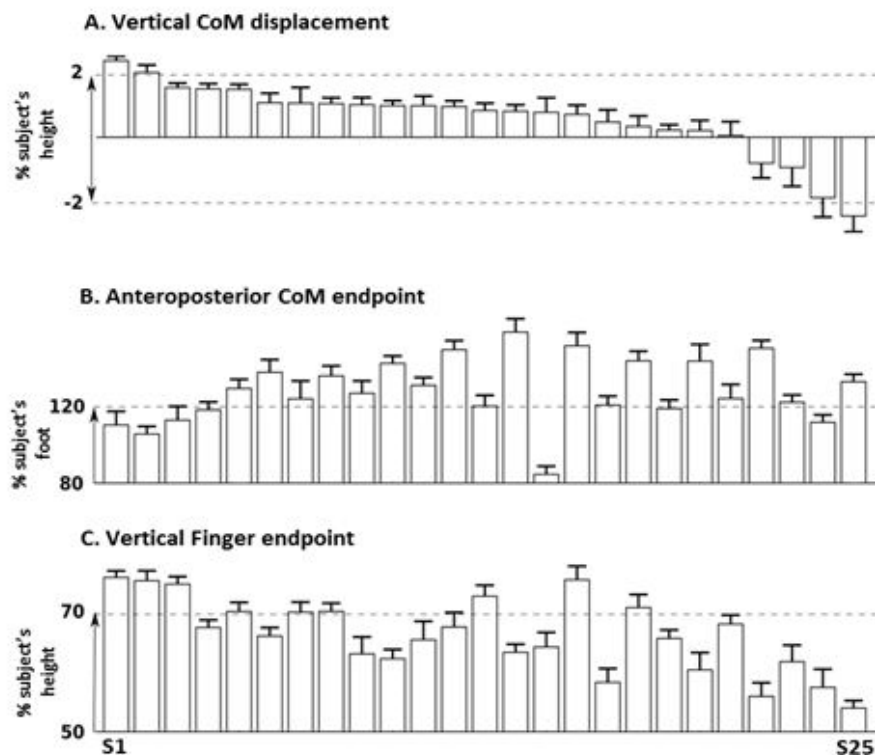


Figure 32 : Moyennes et écarts-type (entre les essais pour les trois postures de départ, et la condition NBoS) des déplacements verticaux et antéropostérieurs du CdM, et de la hauteur finale du doigt pour chaque sujet. Les sujets sont ordonnés par ordre décroissant en fonction de l'amplitude moyenne de déplacement du CdM sur l'axe vertical (valeur positive : déplacement vers le haut, valeur négative : déplacement vers le bas).

Comme illustré en Figure 31, différentes configurations angulaires sont possibles pour réaliser la tâche, menant à différentes trajectoires du doigt et du CdM. Les déplacements verticaux du CdM corréleront significativement avec les déplacements angulaires au niveau de la cheville, des genoux et des hanches

DEUXIEME PARTIE EXPERIMENTALE

(respectivement $R=0.58$, $R=-0.83$, and $R=0.82$, $p<0.01$). Malgré ces corrélations significatives indiquant une tendance moyenne, l'étude sujet par sujet montre que des positions finales similaires du doigt peuvent être atteintes à partir de configurations angulaires très différentes (e.g. Figure 31 : S12, S23 et S27).

De plus des réponses différentes sont observées en réponse à la « perturbation posturale » associée au lever du bras. La majorité des sujets produisent une flexion des hanches vers l'arrière (avec ou sans flexion des genoux), permettant de compenser le déplacement vers l'avant du CdM (Figure 31 : S23, S27et S30). Une autre stratégie observée (S12) consiste à pencher le corps rigidifié vers l'avant, principalement par une flexion de la cheville. Cette dernière stratégie engendre un large déplacement du CdP et du CdM vers l'avant.

Les valeurs moyennes, calculées sur l'ensemble des sujets pour les différents paramètres cinématiques, sont reportées dans le Tableau 2. Le large écart-type inter-sujet confirme l'utilisation de trajectoires angulaires variées permettant de réaliser la tâche.

Tableau 2 : Moyennes et écarts type (inter et intra sujet) pour les différents paramètres cinématiques dans la condition NBoS. Les lignes bleues relient (par-dessus) les chiffres significativement différents ($p<0.01$).

NBoS	InterSubj.						IntraSubj.		
	Mean			Std			Std		
	P1	P2	P3	P1	P2	P3	P1	P2	P3
Final angle Ankle (deg.)	-4,7	-5,0	-5,1	6,3	6,2	6,5	1,6	1,6	1,6
Final angle Knee (deg.)	4,6	5,1	5,5	13,0	13,1	13,7	2,7	2,7	2,7
Final angle Hip (deg.)	-23,5	-24,9	-24,2	12,7	13,3	13,8	3,0	3,1	3,0
Final angle Shoulder (deg.)	95,1	93,1	93,4	9,8	10,6	11,1	3,1	3,5	3,1
Final angle Elbow (deg.)	9,2	9,8	8,6	7,5	7,5	7,2	2,2	2,1	1,5
Final angle Wrist (deg.)	4,5	7,5	5,9	7,6	7,8	7,1	3,6	3,9	3,6
Finger Endpoint (V) (%height)	69,4	67,5	67,6	4,9	5,9	6,5	1,6	1,9	1,9
Finger Endpoint (AP) (%height)	55,4	55,3	54,9	2,6	2,7	2,7	0,6	0,6	0,6
CoM Displct (V) (%height)	-0,2	0,0	0,7	1,0	1,0	1,1	0,3	0,3	0,3
CoM Displct (AP) (%foot)	60,9	60,7	58,9	17,2	15,7	15,7	8,2	8,2	7,7
CoP Displct (AP) (%foot)	66,1	65,1	65,6	23,2	22,7	23,0	12,6	13,4	12,4
Mean Speed ($m.s^{-1}$)	0,98	0,58	1,14	0,17	0,09	0,18	0,09	0,06	0,10
Max Speed ($m.s^{-1}$)	1,97	1,16	2,21	0,32	0,20	0,34	0,18	0,10	0,19
Time to Peak Velocity	0,41	0,41	0,41	0,04	0,04	0,04	0,04	0,04	0,04
Mvt Duration (ms)	92	98	90	15	15	14	8	10	9

Malgré une variabilité inter sujet importante pour toutes ces valeurs, la variabilité intra sujet reste relativement faible. Pour une même posture initiale, la variabilité intra sujet est en moyenne quatre fois plus faible que la variabilité inter sujet. Comme observé dans le Tableau 2, les postures initiales n'ont que peu d'impact sur la valeur des différents paramètres et leur variabilité. En effet, entre les postures initiales, les différences maximales observées pour la position finale verticale du doigt, pour la position finale antéropostérieure du doigt, et pour le déplacement vertical du CdM sont respectivement de : 3.3cm (1.9%), 3.3cm (1.9%) et 1.6cm (0.9%). Ces valeurs sont relativement faibles par rapport à la largeur de la région atteignable par les sujets (1.6m) ou encore comparées aux écarts-type calculés entre les sujets pour ces valeurs : 5.8% (10.15cm), 2.7% (4.72 cm), 1% (1.93 cm) (voir Tableau 2).

Toutefois, les mouvements du doigt (point final vertical et antéropostérieur) et du CdM (déplacement vertical) sont significativement différents selon les postures de départ. Des différences significatives ressortent également pour la valeur des angles finaux : de la hanche (P1 vs P2), de l'épaule (P1 vs P3 ; P1 vs P2), du coude (P2 vs P3) et du poignet (P2 vs P1 ; P2 vs P3). De plus, la vitesse et la durée du mouvement sont significativement différentes entre les trois postures initiales ($p < 0.01$).

En résumé, l'absence de cible saillante met en lumière des stratégies motrices différentes entre les sujets, incluant différentes configurations angulaires et par conséquent différentes trajectoires du CdP, du CdM et du doigt. Malgré ces importantes différences entre les sujets, chaque sujet réalise un mouvement robuste entre les essais, et peu influencé par les changements de positions initiales (P1-P3). Pour simplifier les analyses suivantes, nous nous limiterons à l'étude de la position initiale P3.

3.2.2. Impact de la cible saillante

Le pointage d'une cible saillante, réalisé en condition contrôle pour dix sujets, ne modifie pas significativement le comportement global des sujets par rapport au pointage de la surface. Il est important de se souvenir que la cible était positionnée à la position moyenne pointée par chaque sujet lors de l'atteinte de la surface.

Aucune différence significative ($p > 0.05$) n'est observée qu'il s'agisse des valeurs cinématiques (hauteur finale du doigt : Surface: 66.64 ± 7.59 %, Cible : 66.68 ± 6.44 % ; déplacement vertical du CdM : 0.68 ± 1.51 %, 0.21 ± 2.04 % ; déplacement antéropostérieur du CdM : 53.11 ± 8.01 %, 53.93 ± 12.07 %), ou des valeurs temporelles (Durée du mouvement : Surface : 0.84 ± 0.10 s, Cible : 0.84 ± 0.13 s ; Vitesse moyenne : 1.10 ± 0.13 m.s⁻¹, 1.10 ± 0.18 m.s⁻¹ ; TPV: 0.42 ± 0.05 , 0.40 ± 0.06).

De manière attendue toutefois, la variabilité de la position finale du doigt était significativement plus faible lors du pointage de la cible saillante par rapport au pointage de la surface (écart-type intra-sujet moyen: Surface: 1.88%, Cible: 0.42%; $F(1,9)=41.86$, $p < 0.01$). Cette différence significative de variabilité se retrouve au niveau angulaire, uniquement à l'angle de l'épaule ($F(1,9)=7.00$, $p < 0.05$).

3.2.3. Caractérisation des différences interindividuelles (Contrôle Optimal)

Comme expliqué dans la partie Modélisation, le formalisme du contrôle optimal permet la description concise d'un mouvement complexe par l'optimisation de fonctions de coût. Nous avons donc simulé notre tâche motrice (pointage d'une surface à partir de la position debout) pour chaque sujet (avec les données anthropométrique, la posture de départ et la durée du mouvement correspondantes) en minimisant séparément chacun des cinq coûts sélectionnés (voir Méthode). Nous avons ensuite quantifié la distance entre les mouvements

simulés pour chaque coût et les trajectoires angulaires réellement produites par les sujets.

L'évaluation de ces distances pour les cinq coûts a montré que, sur l'ensemble des sujets, deux fonctions de coût seulement rendaient compte au mieux des comportements observés. Ces deux coûts répliquaient chacun une des deux stratégies extrêmes (en terme de déplacement vertical du CdM) observées chez les sujets (Figure 33A).

Le premier consiste en une combinaison du jerk angulaire (smoothness) et du travail absolu (énergie mécanique). Une minimisation de ce mix de coûts produit un mouvement de flexion dans le cheville associé à une balance du corps et du CdM vers l'avant. De plus, cette combinaison est déjà connue pour rendre compte au mieux des mouvements de pointage vers une barre pour des sujets assis (B. Berret et al., 2011). Dans la suite de l'étude, nous appellerons ce coût « reach-efficient » (RE, favorisant l'efficacité du pointage).

Le deuxième est la somme des couples musculaires. La minimisation de ce coût produit un mouvement reculant les hanches, pour limiter le mouvement du CdM vers l'avant, associé à une flexion des genoux abaissant le CdM de plusieurs centimètres (Figure 33A). De manière surprenante, ce coût produisait des mouvements irréalistes pour un mouvement de pointage à partir de la position assis (Berret et al, 2011), mais produit dans le cas d'un sujet debout, un mouvement effectivement observé chez une partie des sujets. Dans la suite de l'étude, nous appellerons ce coût « balance efficient » (BE, favorisant l'efficacité du maintien de l'équilibre).

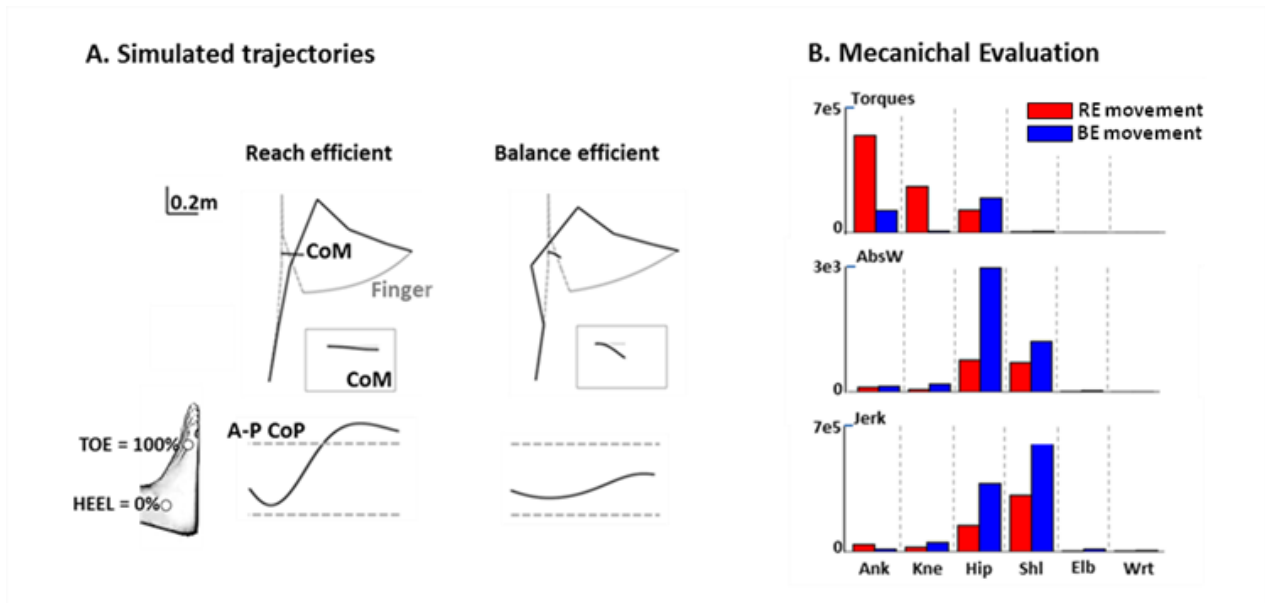


Figure 33 : Analyse des mouvements simulés par la minimisation des deux coûts les plus représentatifs du comportement des sujets (RE et BE). A. Représentation des postures initiales et finales, et des trajectoires du CdM et CdP (en pourcentage de la longueur du pied). B. Pour les mouvements simulés pour chacun des coûts (RE en rouge et BE en bleu), sont représentées la valeur des couples musculaires, du travail absolu et du jerk angulaire à chaque articulation (en abscisse : Cheville, Genou, Hanche, Epaule, Coude, Poignet).

La Figure 33B nous renseigne plus précisément sur les mouvements produits par la minimisation de ces deux coûts. Le graphique le plus haut représente la valeur des couples à chaque articulation pour ces deux coûts, et montre que BE optimise principalement les couples à la cheville et aux genoux, en négligeant les autres couples par rapport à RE. Cette observation explique en partie le mouvement observé pour la minimisation du coût BE : minimiser le couple aux genoux engendre la flexion caractéristique des genoux observée, et minimiser le couple à la cheville (lié au mouvement du CdP) crée une limitation du déplacement des CdM et CdP sur l'axe antéropostérieur. Le second et troisième graphique représentent respectivement l'énergie mécanique et le jerk angulaire à chaque articulation pour les deux types de simulation. Le mouvement simulé par la minimisation de BE néglige l'énergie dépensée et le jerk angulaire par rapport à la simulation RE, en particulier aux articulations de la hanche et de l'épaule.

En conclusion, le coût BE induit des contraintes mécaniques sur le CdP et le CdM menant à la préservation de l'équilibre, au dépend d'une plus grande énergie dépensée en particulier aux articulations hanche et épaule. A l'inverse, le coût RE provoque un déplacement du CdP à la limite de la base de support permettant une minimisation de l'énergie malgré une grande augmentation des couples, en particulier à l'articulation de la cheville.

La Figure 34A représente, pour chaque sujet, les distances calculées entre les mouvements réels et simulés, pour les coûts RE (notées dR, représentées en rouge) et BE (notées dB, représentées en bleu). Les sujets sont ordonnés comme pour les figures précédentes en fonction du déplacement vertical de leur CdM.

Une première inspection visuelle montre que dR tend à augmenter de gauche à droite. Cette augmentation suppose un lien entre dR et le déplacement vertical du CdM (paramètre déterminant l'ordre des sujets), démontré par la corrélation significative obtenue entre ces deux valeurs ($R=-0.64$, $p<0.01$). A l'inverse, dB corrèle négativement avec le déplacement vertical du CdM ($R=0.64$, $p<0.01$). Le sens de ces corrélations confirme les observations précédentes : un comportement favorisant RE est associé à un mouvement du CdM vers le haut, alors qu'un comportement favorisant BE est associé à un abaissement du CdM. Pour finir, une corrélation inverse négative et significative ($R=-0.59$, $p<0.01$) a été trouvée entre dB et dR, confirmant l'aspect "opposé" des deux coûts. Comme mentionné précédemment, un sujet minimisant l'énergie dépensée (RE) aura tendance à négliger sa stabilité posturale (BE), et vice versa.

Afin de mieux comprendre la relation liant dB et dR pour chaque sujet, la différence dB-dR a été calculée et est illustrée en Figure 34B. Parmi les 30 sujets testés, cette différence est positive pour 23 d'entre eux (76%), ceci indique un comportement favorisant la minimisation de RE ($dR>dB$). Pour les 7 sujets restants (23%), cette différence est négative indiquant un comportement favorisant la minimisation de BE ($dB>dR$). De plus, les valeurs obtenues pour cette différence varient beaucoup entre les sujets, confirmant la présence d'une importante variabilité inter-sujet des stratégies motrices. Le comportement des

sujets ne peut ainsi pas être décrit en deux groupes distincts. Une représentation plus complète nécessite la prise en compte des distances entre les mouvements réels des sujets et ceux simulés pour les deux coûts RE et BE (dR et dB).

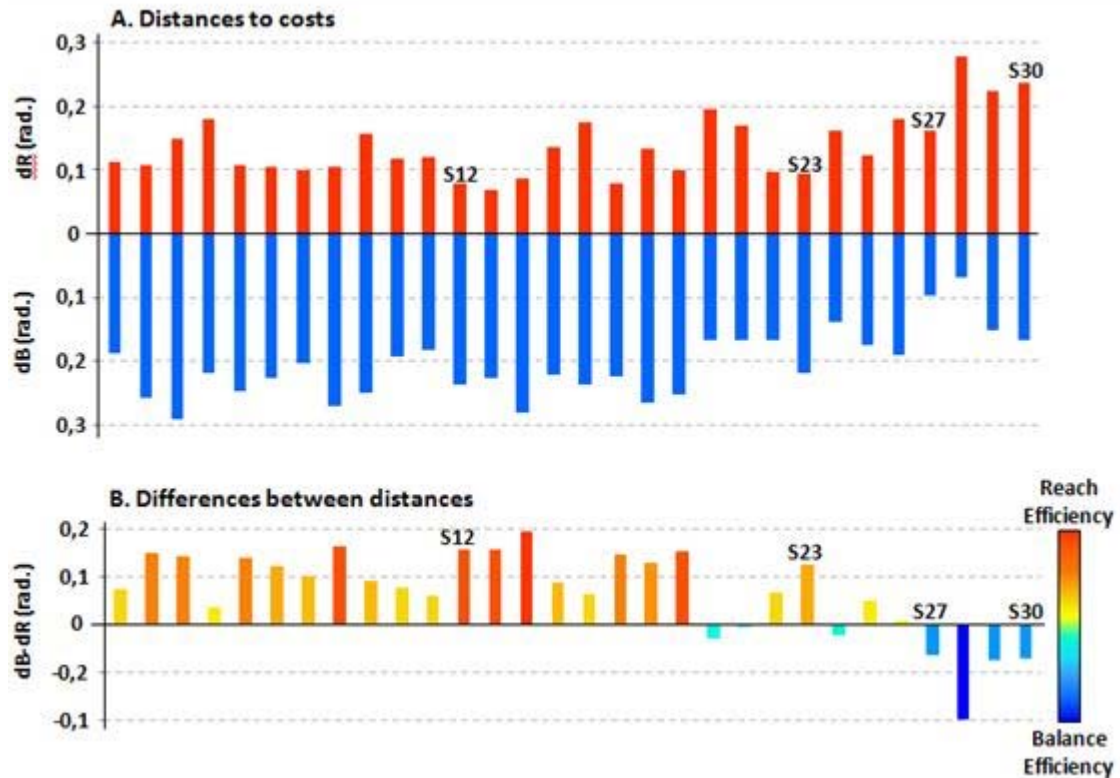


Figure 34 : Distances (RMSE moyenne sur la base des trajectoires angulaires) entre les mouvements réels et simulés. A. Représentation des distances dR par rapport au coût RE (rouge) et dB par rapport au coût BE (bleu) pour chaque sujet (chaque barre), pour la condition NBoS. Les sujets sont ordonnés, par ordre décroissant, sur la base des déplacements verticaux du CdM. La position des quatre sujets typiques (S12, S23, S27 et S30, Figure 31) est placée au-dessus des barres leur étant associées. B. Différences entre les distances à chaque coût (dB et dR , représentées en A) pour chaque sujet.

3.2.4. Impact de la réduction de la base de support

L'expérience contrôle réalisée (voir Méthode) confirme que tous les sujets testés sont capables d'atteindre la même hauteur en NBoS et RBoS. Ce résultat indique

que les modifications observées entre NBoS et RBoS ne sont pas uniquement dues à des limitations biomécaniques mais plutôt à un processus de prise de décision (choix délibéré des sujets).

La Figure 35 montre les comportements moyens pour les quatre sujets typiques en NBoS (ligne noire) et RBoS (ligne grise pointillée). Tous les sujets observés produisent une augmentation de la flexion de la hanche, limitant le déplacement du CdM vers l'avant. Les sujets ayant un déplacement vers le bas du CdM en NBoS (e.g. S27, S30), ont tendance à conserver le même type de configurations angulaires (S27), voire à amplifier la flexion (S30). Les sujets, comme S23 ayant un déplacement du CdM vers le haut accompagné d'une flexion de hanche, peuvent également conserver le même type de stratégies pour réussir la tâche. En revanche, les sujets, comme S12, qui balançait tout le corps en avant par une flexion à l'articulation des chevilles, doivent modifier leur stratégie motrice pour répondre aux nouvelles contraintes de la tâche. Malgré ces différences, tous les sujets adoptent en RBoS une flexion dans l'articulation des hanches, qui peut être plus ou moins grande, et avec ou sans flexion des genoux.

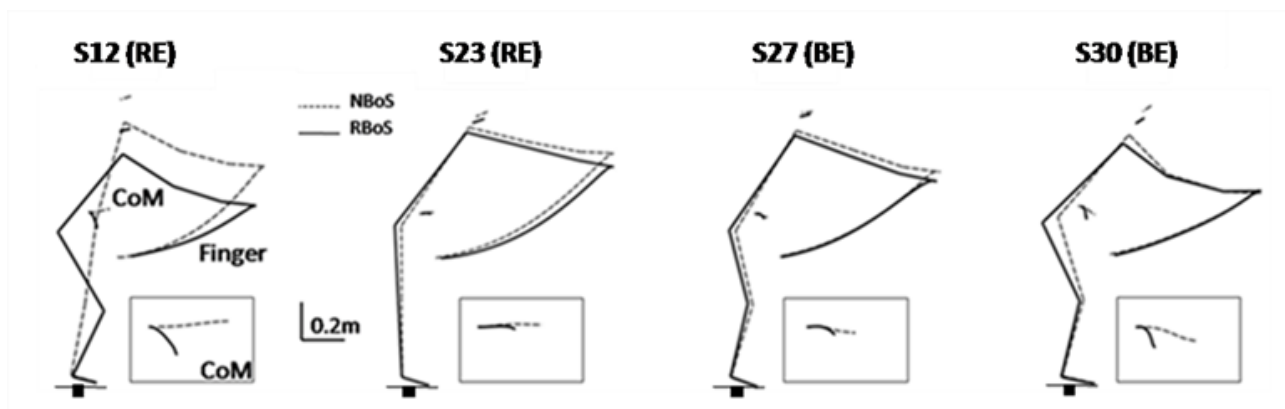


Figure 35 : Comportements des sujets typiques en condition RBoS et NBoS. La moyenne des postures finales, et des trajectoires du doigt et du CdM sont représentées pour les quatre sujets, en NBoS (gris pointillés) et RBoS (noir). Un zoom des CdM correspondants est représenté dans le carré gris en bas à droite de chaque sujet.

Les paramètres principaux calculés sont représentés en Tableau 3, pour la condition RBoS, et la position initiale P3. Ces valeurs confirment l'augmentation générale du déplacement vertical du CdM vers le bas ($F(1,29)=29.83$, $p<0.01$), et la diminution du déplacement antéropostérieur ($F(1,29)=155.96$, $p<0.01$), par rapport à NBoS (Tableau 2). La position du doigt sur l'axe vertical décroît également significativement ($F(1,29)=44.96$, $p<0.01$) par rapport à NBoS. Il est important de rappeler que cette diminution n'est pas imposée biomécaniquement aux sujets puisqu'une expérience contrôle montre que tous les sujets sont capables de pointer aussi haut en NBoS et RBoS (voir ci-dessus). Les déplacements angulaires sont également significativement modifiés : augmentation de la flexion des genoux ($F(1,29)=15.94$, $p<0.01$) et des hanches ($F(1,29)=50.13$, $p<0.01$), et diminution de l'angle d'élévation de l'épaule ($F(1,29)=17.54$, $p<0.01$). De manière surprenante, malgré la diminution de la base de support, la variabilité des différents paramètres présentés n'augmente pas significativement.

D'un point de vue temporel, la vitesse moyenne diminue ($F(1,29)=13.01$, $p<0.01$) et la durée du mouvement augmente conséquemment ($F(1,29)=34.09$, $p<0.01$). Le TPV augmente également significativement en RBoS ($F(1,29)=13.01$, $p<0.01$), révélant une décélération plus longue afin de s'adapter aux nouvelles conditions d'équilibre.

Tableau 3 : Moyenne et écart type (intra et inter sujet) des paramètres principaux calculés pour la condition RBoS, et la position de départ P3. Les deux premières colonnes représentent les moyennes et écarts type calculés sur l'ensemble des sujets. La troisième colonne (IntraSubj.) représente la moyenne des écarts-type de chaque sujet.

RBoS			
	InterSubj.		IntraSubj.
	Mean	Std	Std
Final angle Ankle (deg.)	-7,26	7,47	1,97
Final angle Knee (deg.)	20,52	17,53	4,20
Final angle Hip (deg.)	-45,75	15,13	3,38
Final angle Shoulder (deg.)	95,50	10,18	2,88
Final angle Elbow (deg.)	8,56	6,98	1,48
Final angle Wrist (deg.)	6,33	6,02	3,07
Finger Endpoint (V) (%height)	73,98	7,23	2,37
Finger Endpoint (AP) (%height)	66,79	3,51	0,79
CoM Displct (V) (%VCoMrest)	-3,49	3,94	1,05
CoM Displct (AP) (%foot)	21,66	7,41	5,29
CoP Displct (AP) (%foot)	N.A.	N.A.	N.A.
Mean Speed (m.s ⁻¹)	0,83	0,27	0,10
Max Speed (m.s ⁻¹)	1,69	0,48	0,18
Time to Peak Velocity	0,38	0,06	0,05
Mvt Duration (s)	1,17	0,53	0,24

Nous avons montré précédemment que la minimisation des deux coûts sélectionnés réplique les stratégies extrêmes observées chez les sujets. La condition RBoS, fragilisant l'équilibre, nous permet de tester la plausibilité de notre interprétation de la fonctionnalité de ces deux coûts (énergie et secousses vs stabilité posturale). Pour cela, nous avons observé la cohérence entre l'adaptation des sujets à la condition RBoS et l'adaptation des mouvements simulés à l'introduction dans le modèle d'une réduction de la base de support. De nouvelles simulations ont été générées, optimisant les deux coûts précédents en intégrant les nouvelles dimensions de la base de support (voir Méthode). La Figure 36 montre l'adaptation des mouvements simulés à cette nouvelle contrainte. Comme observé pour les mouvements réels, les deux coûts s'adaptent en produisant une flexion de la hanche plus importante en RBoS qu'en NBoS, provoquant un abaissement du CdM. Les configurations angulaires associées à la

minimisation du coût BE pour les deux conditions d'équilibre sont relativement similaires (e.g. S27 et S30). En revanche, les configurations angulaires associées à la minimisation du coût RE sont modifiées entre les conditions d'équilibre (NBoS vs RBoS). En effet, en RBoS, les simulations pour le coût RE sont caractérisées par un recul du bassin (non présent en NBoS) permettant de garder le CdM relativement haut, tout en limitant son déplacement antéropostérieur (e.g. S18).

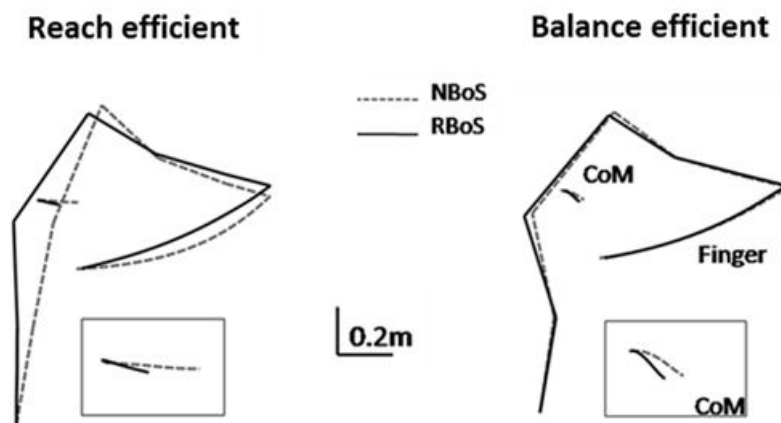


Figure 36 : *Mouvements simulés produits par la minimisation des deux coûts sélectionnés (BE et RE) en condition NBoS (lignes grises pointillées) et RBoS (lignes noires). Un zoom des CdM correspondants est représenté dans le carré gris en bas à droite de chaque sujet.*

Afin d'évaluer l'impact de la réduction de la base de support sur le comportement des sujets, et en particulier sur les distances à chaque stratégie extrême, nous avons calculé les nouvelles distances entre cette fois les données réelles des sujets en RBoS et les données simulées en intégrant dans le modèle la contrainte RBoS (nommées d_{RR} pour RE et d_{RB} pour BE). La Figure 37 représente pour chaque sujet, la différence $d_{RB}-d_{RR}$ par une barre de couleur, et l'ancienne différence d_B-d_R (distances calculées pour la condition NBoS) par une barre blanche.

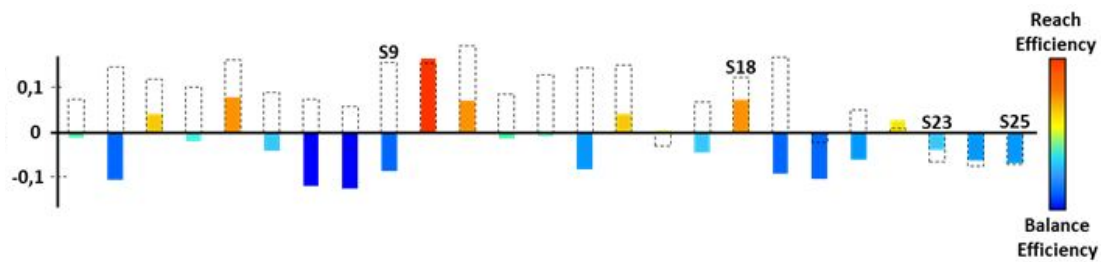


Figure 37 : Effet de la réduction de la base de support sur les stratégies motrices choisies par les sujets. Pour chaque sujet, la différence $d_{RB} - d_{RR}$ (associée à la condition RBoS) est représentée par une barre colorée. Plus la couleur de la barre est rouge, plus le comportement du sujet est similaire au mouvement simulé par la minimisation du coût RE. Plus la couleur de la barre est bleue, plus le comportement du sujet est similaire au mouvement simulé par la minimisation du coût BE. L'ancienne différence $d_B - d_R$ (distances calculées pour la condition NBoS) est représentée par une barre blanche pour chaque sujet.

Alors qu'en NBoS, la majorité des sujets choisissait une stratégie motrice similaire au comportement simulé par RE (76%), la plupart adoptent en RBoS un comportement similaire à la stratégie BE (76%). De plus, la distance au coût RE est significativement plus faible en RBoS qu'en NBoS (d_R : 0.62 ± 0.04 rad, d_{RR} : 0.85 ± 0.08 rad [$F(1,29)=6.15$, $p<0.05$]). A l'inverse, la distance au coût BE est significativement plus élevée en RBoS qu'en NBoS (d_B : 0.75 ± 0.04 rad, d_{RB} : 0.63 ± 0.05 [$F(1,29)=5.39$, $p<0.05$]).

Au-delà de ces valeurs moyennes, il est intéressant de noter que différents ajustements, en termes de distances aux coûts, sont observés en réponse à la contrainte RBoS. Les sujets qui adoptaient une stratégie favorisant BE en NBoS vont généralement conserver cette stratégie en RBoS. En effet, un comportement BE, limitant le CdM sur l'axe antéropostérieur, ne nécessite pas d'adaptations importantes à la réduction de la base de support (sur l'axe antéropostérieur). Au contraire, les sujets qui adoptaient une stratégie favorisant une minimisation de RE, et déplaçaient leur CdM et CdP à la limite de la base de support en NBoS, doivent changer de configurations angulaires pour s'adapter à la condition RBoS. L'ensemble des sujets n'étant pas divisible en deux groupes distincts (différentes distances aux stratégies extrêmes), on aurait pu penser qu'il y avait un lien entre la différence $d_B - d_R$ précédemment calculée (en NBoS), et le comportement

adopté en RBoS. Par exemple, une grande valeur positive de la différence $d_B - d_R$ pour un sujet, pourrait prédire une adaptation tentant de favoriser le plus possible la minimisation de RE en RBoS ($d_{RR} > d_{RB}$). A l'inverse, les sujets ayant une valeur $d_B - d_R$ positive mais faible (i.e. un comportement à mi-distance de RE et BE) pourraient se diriger plus facilement, en RBoS, vers un comportement favorisant une minimisation de BE ($d_{RR} < d_{RB}$).

Dans les faits, les sujets adoptant un comportement similaire à une minimisation de RE en NBoS, vont adopter, soit une stratégie RE pour une minorité (7 sujets, 30%), soit une stratégie BE (16 sujets, 70%), indépendamment des distance calculées en NBoS (barres en pointillés, Figure 37).

L'absence de corrélations significatives entre d_B , d_R et d_{RB} , d_{RR} respectivement, confirme cette absence de lien entre $d_B - d_R$ et $d_{RB} - d_{RR}$.

3.3. DISCUSSION

Le but de cette étude était d'évaluer les valeurs implicites guidant la décision motrice dans des conditions s'approchant d'un mouvement naturel.

L'étude de la sélection de l'action se focalise souvent sur la résolution de la redondance intrinsèque, associée en général à des protocoles de pointage d'une cible saillante. Atteindre une cible saillante réduit la décision à la gestion unique de la redondance articulaire au détriment d'un choix sur la position finale. Pourtant l'atteinte et la préhension de tout objet naturel (e.g. une pomme) contraint généralement peu la position finale de la main et est donc associée également à une redondance extrinsèque. Le protocole utilisé ici (pointage d'une surface homogène) réduit les contraintes externes liées au dispositif expérimental, pour augmenter la redondance externe et ainsi faciliter l'expression de facteurs internes guidant la décision motrice. En outre, la tâche proposée contraste avec celles des protocoles inspirés de la neuroéconomie qui dirigent le choix du mouvement par des récompenses explicites (e.g. points). Dans notre cas, la décision est étudiée selon des motifs internes implicites. En particulier, le risque, comme facteur influant la décision, est manipulé non par la définition de règles de pénalité, mais par l'introduction de contraintes sensorimotrices, comme la modulation des contraintes d'équilibre (sujet debout sur des appuis habituels ou sur une base de support réduite). Enfin, la complexité de la tâche est augmentée par l'implication de l'ensemble des articulations permettant une prise en compte totale de la redondance intrinsèque, au contraire des protocoles spécifiant uniquement un mouvement du bras.

Les résultats de cette étude montrent que les sujets testés adoptent tous une stratégie motrice clairement déterminée, et la conservent au cours des essais, comme en témoigne la faible variabilité intra-sujet. Ces stratégies individuelles sont en revanche très différentes entre les sujets, allant d'une dorsi-flexion des chevilles produisant un déplacement du CdM vers le haut pour certains sujets, à une flexion des genoux engendrant un abaissement du CdM pour d'autres. Par l'utilisation d'un algorithme de contrôle optimal, nous avons identifié deux critères d'optimalité répliquant ces stratégies « extrêmes » :

- le premier minimise l'énergie mécanique et les secousses articulaires : ce coût a déjà été décrit pour un mouvement de pointage d'une barre à partir de la position assise et est désigné dans notre étude par « reach-efficient » (Berret et al., 2011b).

- le second minimise la somme des couples musculaires et permet une préservation de la stabilité posturale. Il est désigné ici par « balance-efficient ».

Les différences de comportements entre les sujets se répartissent le long d'un continuum entre une stratégie « reach-efficient » et une stratégie « balance-efficient ». Ces résultats suggèrent l'existence de deux valeurs internes essentielles dans la coordination entre posture et mouvement. De plus une combinaison pondérée de ces deux valeurs pourrait expliquer le nombre important de stratégies différentes observées.

Nous discuterons dans la partie suivante de l'importance du protocole développé pour une étude complète de la décision motrice et du contrôle du mouvement et questionnerons le rôle des valeurs internes extraites dans le processus de sélection de l'action.

3.3.1. Diversité des stratégies motrices

Contrairement à de nombreux résultats antérieurs montrant l'invariance des comportements inter-sujet, nous avons observé de grandes différences entre les stratégies motrices choisies par chaque sujet. Cette large variabilité contraste avec la robustesse intra-sujet des trajectoires du doigt, du CdM et des angles intersegmentaux et pourrait provenir de la prise en compte totale de la redondance : interne (mouvement de tout le corps) et externe (atteinte d'une surface homogène). En effet, lors d'une tâche de "whole-body-reaching" vers une cible saillante, la trajectoire du CdM dans le plan sagittal était robuste entre les essais et les sujets (Stapley et al., 1998, 2000; Thomas et al., 2005; Berret et al., 2009). Dans notre cas, différentes trajectoires du CdM sont observées, notamment une prédominance, en NBoS, de mouvements vers le haut, une tendance rarement décrite dans les études précédentes. De plus, il est important de remarquer que l'observation de cette variabilité nécessite une analyse sujet

par sujet et qu'elle est souvent masquée dans les études antérieures par des calculs de moyennes. L'absence de cible saillante dévoile ainsi des stratégies rendues invisibles sinon, et met en évidence deux critères d'optimalité, parmi cinq testés, grâce à l'utilisation d'un algorithme de contrôle optimal.

Le premier critère extrait correspond à une minimisation de l'énergie mécanique et des secousses articulaires. Les mouvements produits par l'optimisation de ce coût impliquent une inclinaison du corps vers l'avant par une dorsi-flexion de la cheville tout en fixant l'articulation des genoux et de la hanche. Ces trajectoires angulaires provoquent un large déplacement du CdM vers l'avant associé à un mouvement de faible amplitude vers le haut.

Le second coût correspond à la minimisation des couples musculaires (intégrale des couples musculaires au carré). Le mouvement induit par la minimisation de ce coût est principalement composé d'une flexion des genoux et de la hanche provoquant un recul du bassin et une inclinaison du tronc vers l'avant. Cette configuration angulaire limite le déplacement du CdM sur l'axe antéropostérieur, et provoque un large mouvement de celui-ci vers le bas.

Ces deux coûts ont été testés dans une étude antérieure (Berret et al., 2011a) lors d'une tâche de pointage d'une barre (cible redondante) à partir de la position assise. Un algorithme de contrôle optimal inverse avait alors mis en évidence l'importance combinée de la minimisation de l'énergie mécanique et des secousses (mix de coûts nommé ici reach-efficient) dans ce type de tâche (Figure 38). En revanche, la minimisation de la somme des couples (coût nommé ici balance-efficient) générerait des trajectoires très différentes des mouvements réellement effectués par les sujets (Figure 38).

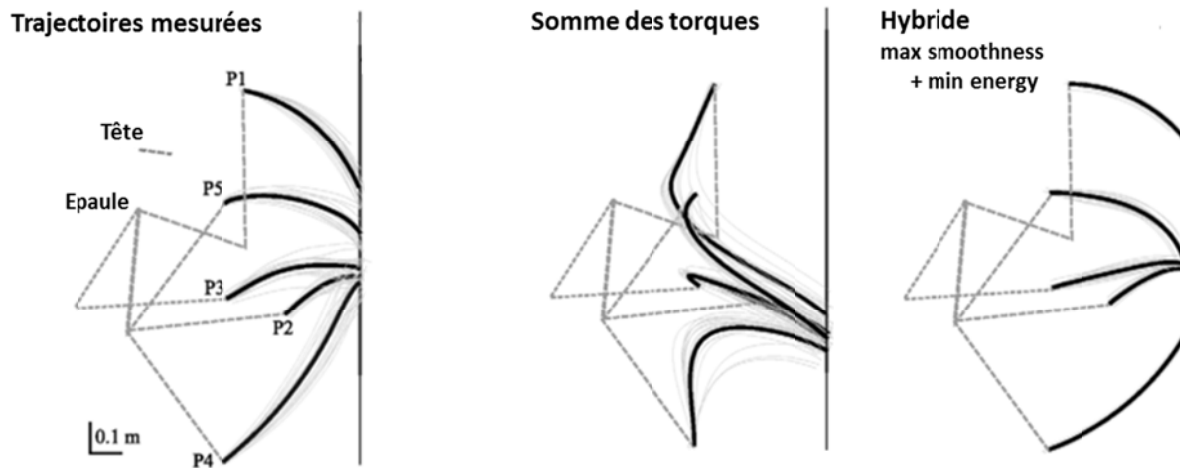


Figure 38 : *Trajectoires enregistrées expérimentalement et simulées par la minimisation des coûts sommes des couples musculaires, et hybride combinant énergie dépensée et smoothness, dans l'étude de Berret et al (2011), pour un sujet assis pointant une barre, à partir de cinq postions initiales du bras.*

Dans notre étude la minimisation de ces deux coûts produit des mouvements très différents en termes de configurations angulaires. Toutefois, contrairement à l'étude de (Berret et al, 2011), chacun de ces coûts permet de répliquer une stratégie typique observée chez les sujets testés. De plus, alors que le coût reach-efficient est favorisé en NBoS, beaucoup de sujets changent leur comportement en RBoS pour adopter une stratégie plutôt balance-efficient.

Ces observations renforcent l'hypothèse de l'existence de deux critères principaux guidant la coordination entre posture et mouvement. L'un, balance-efficient est peu utile lors d'une tâche de pointage assis mais favorisé lorsque les contraintes d'équilibre augmentent. L'autre guide principalement le mouvement lorsque le risque de chute est faible et la stabilité posturale peu prise en compte par le système.

3.3.2. Coordination posture/mouvement

Les mouvements du type whole-body-reaching sont largement utilisés et décrits dans le domaine du contrôle moteur (Stapley et al., 1999; Berret et al., 2009; Chiovetto et al., 2012). Mais étonnamment, la stratégie "reach-efficient" observée

ici a rarement été décrite. En effet, lors de tâches similaires, de nombreux auteurs montrent une co-variation des différents segments corporels (en particulier épaule, hanche, genou, cheville) (Pozzo et al., 2002; Thomas et al., 2005; Berret et al., 2009). En outre, lors d'une tâche d'élévation du bras (Bouisset and Zattara, 1987) ou d'inclinaison volontaire du tronc (Alexandrov et al., 1998, 2001), une flexion coordonnée de la hanche et des genoux est observée (« synergie axiale » (Babinski, 1899)). La stratégie "reach-efficient" semble donc reposer sur des mécanismes différents de ceux décrits dans ces études, mécanismes qui permettent une réduction de la dimensionnalité articulaire par des flexions coordonnées tirant profit de forces passives comme la gravité (Ramos and Stark, 1990b; Winter and Eng, 1995; Pozzo et al., 2001). En revanche, la stratégie "balance-efficient" coïncide avec les observations précédentes, comme celles de Babinski couramment répliquées dans la littérature du contrôle moteur (Ramos and Stark, 1990a; Eng et al., 1992). Cette solutions motrice (BE), tout en permettant l'atteinte de la surface cible, donne la priorité au maintien de l'équilibre par le recul du CdM/CdP sur l'axe antéro-postérieur et l'abaissement du CdM.

L'observation répétée de cette deuxième stratégie a conduit à la théorie d'un contrôle hiérarchique de la coordination entre posture et mouvement, proposant que toute perturbation provoquée par un mouvement du haut du corps serait compensée par des ajustement posturaux (en particulier en anticipation, APA) (Massion, 1992). A l'encontre de cette hypothèse, notre étude montre que dans un contexte plus naturel, la stabilité posturale n'est pas toujours l'objectif principal du système. Dans certaines circonstances, les humains peuvent choisir de considérer à un plus faible degré les contraintes posturales pour favoriser des critères tels que l'énergie mécanique dépensée ou la minimisation des secousses articulaires.

La description de ces deux stratégies différentes met en lumière deux modes de fonctionnement s'excluant : privilégier une faible dépense d'énergie et la minimisation des secousses au détriment de la stabilité posturale et vice versa. Toutefois une stricte discrimination des sujets en deux groupes de fonctionnement est impossible dans notre étude, suggérant plutôt une

combinaison pondérée de ces deux valeurs internes dans le processus de décision. En effet, les résultats montrent des comportements idiosyncratiques distribués le long d'un continuum allant d'un mouvement RE (déplacement du CdM vers le haut) à un mouvement BE (déplacement du CdM vers le bas).

Les changements observés suite à l'augmentation des contraintes d'équilibre soulignent la flexibilité de la sélection de ces différents critères. En effet, dans des conditions normales d'équilibre (NBoS), la majorité des sujets adopte un comportement RE. La fragilisation de l'équilibre (RBoS) ne modifie pas le comportement des sujets adoptant déjà une solution BE, mais des changements sont observés chez les sujets favorisant précédemment RE. Ce changement de stratégie induit par la condition RBoS, ne provient pas d'une contrainte biomécanique forçant les sujets à utiliser une stratégie BE. En effet, parmi les sujets testés, certains continuent à tenir compte majoritairement du coût RE, en RBoS. De plus, l'expérience contrôle réalisée montre que tous les sujets testés étaient capable, malgré les nouvelles contraintes d'équilibre (RBoS), d'atteindre le point précédemment touché sur la surface en NBoS. Ceci indique que les changements induits par la condition RBoS sont les conséquences d'un choix (implicite) des sujets et non uniquement déterminé par une contrainte extérieure.

Nos résultats mettent donc en lumière la présence de valeurs internes guidant la coordination entre posture et mouvement. La sélection de ces valeurs est subjective et peut être modifiée en fonction du contexte. La variabilité observée entre les sujets pourrait refléter la présence d'une combinaison pondérée de différentes valeurs internes. Une telle combinaison permettrait la sélection d'une action répondant au mieux aux contraintes spatiales et posturales de la tâche. Le rôle potentiel de ces valeurs et la possibilité d'une telle combinaison au niveau biologique est discutée dans les paragraphes suivants.

3.3.3. Guidage de la décision motrice par des valeurs internes

L'hypothèse proposée dans le cadre théorique du contrôle optimal appliqué au mouvement humain est que la sélection de l'action peut être vue comme l'optimisation (minimisation ou maximisation) de valeurs internes (Engelbrecht, 2001; Todorov, 2004). Sous cet angle, le contrôle moteur s'apparente à un processus de prise de décision (Wolpert and Landy, 2012), et le choix d'une action est élaboré sur la base d'une évaluation des mouvements possibles par rapport aux coûts et bénéfices qui leur sont associés (pour une modélisation de ce fonctionnement voir (Cisek, 2007)).

Les résultats de notre étude décrivent des fonctions de coût relatives à la dépense énergétique et à la stabilité posturale (RE et BE respectivement) guidant, par un processus décisionnel, la sélection d'un comportement pour atteindre la surface cible tout en maintenant l'équilibre. Le compromis décrit entre ces deux valeurs internes pourrait être assuré par un réseau de neurones liant cortex et ganglions de la base, et modulant la décision en fonction de la satisfaction de nécessités physiologiques (see Doya, 2008 pour une revue du sujet). Plus précisément, l'activation du système dopaminergique, connu pour son rôle dans la planification du mouvement (e.g., bradykinesie chez les patients Parkinson (Mazzoni, Hristova, & Krakauer, 2007)), pourrait refléter une valeur consistant en la combinaison des deux coûts identifiés. En outre, l'augmentation de l'instabilité posturale introduit un critère lié à l'estimation subjective du risque de chute, intervenant potentiellement dans l'évaluation des différentes solutions motrices possibles en fonction des bénéfices prédits par les ganglions de la base (GB). En particulier, la prise en compte du risque de chute pourrait agir comme un modulateur top-down particulier influençant la pertinence associée aux différentes options comportementales. Un effet top-down du même type a été relevé au cours d'études plaçant les sujets sur un support plus ou moins élevé afin de manipuler leur anxiété (Carpenter et al., 2001, 2006; Davis et al., 2009b). Ces études montrent une réduction des déplacement du CdM proportionnelle à l'augmentation du niveau d'anxiété des sujets. Les réactions à l'anxiété observées

dans ces études peuvent être comparées aux stratégies BE observées dans notre étude.

Dans la tâche motrice considérée ici, les valeurs pertinentes pour la sélection d'une solution motrice ne sont pas des variables de type explicites renvoyant à des règles normées établies par l'expérimentateur (e.g. récompense monétaire, considérations économiques) dont l'encodage semble assuré par le cortex préfrontal (Wallis and Kennerley, 2010). Au contraire, celles-ci renvoient à des choix influencés par un système de valeurs sensorimotrices régulées par des structures sous corticales, récompensant une formule cinématique et son aboutissement en une posture finale du corps. La plausibilité d'une prise en charge sous corticale de valeurs de type cinématique est supportée par des travaux récents réalisés sur la souris. Ainsi (Barter et al., 2015) met en évidence la présence de projections du pars reticulata de la substance noire (SNr) (une sortie majeure des ganglions de la base), vers des structures du tronc cérébral guidant le choix en vitesse, direction et amplitude de la trajectoire segmentaire. L'implication de ces structures dans la décision motrice est en outre corroborée par l'existence de projections de la substance noire sur la région mésopontine-tegmentale connue pour jouer un rôle significatif dans le contrôle postural (Takakusaki, 2008). Enfin les ganglions de la base ayant accès à des informations sensorielles d'ordre supérieur, combinant des entrées visuelles, proprioceptives et vestibulaires, la sortie GABAergique du SNr pourrait représenter des signaux d'erreur impliqués dans le système de contrôle postural. De plus, l'idée d'une contribution spécifique des ganglions de la base dans un processus de décision motrice basé sur des valeurs internes (réduction des influences externes avec cible homogène et récompense non spécifiée), s'accorde bien avec l'étude de (Romo and Schultz, 1992) montrant une activation striatale débutant plus tôt pour un mouvement volontaire par rapport à un mouvement déclenchée par un stimulus visuel.

Dans notre étude, aucune différence significative n'a été observée entre les mouvements de pointage vers une cible saillante par rapport au pointage d'une surface homogène, qu'il s'agisse des déplacements articulaires (i.e. déplacement angulaire, trajectoires doigt et CdM) ou du timing du mouvement (symétrie des profils de vitesse). Une telle indépendance du plan moteur aux conditions visuelles (cible saillante vs redondante) a également été observée dans une étude antérieure (Berret et al., 2014) comparant les coordinations visuomotrices lors de mouvements de pointage vers un point saillant ou une barre. Les temps de réaction enregistrés pour le bras étaient similaires, mais la première saccade vers le point à atteindre était déclenchée plus rapidement lors du pointage d'une cible saillante. Les auteurs proposent qu'une accumulation d'informations sensorielles serait réalisée avant le déclenchement de la première saccade, expliquant l'apparition tardive de la saccade lors du pointage d'une barre (nécessitant la sélection d'un point final). Autrement dit la position finale du doigt lors d'une tâche de pointage n'est pas la première étape d'un processus sériel commençant par un repérage visuel de la cible. Au contraire, elle émergerait graduellement dans l'élaboration du plan moteur, suggérant une résolution simultanée des redondances extrinsèque et intrinsèque lors de la planification du mouvement.

3.3.4. Combinaison des valeurs internes

En l'absence de cible saillante, un continuum de comportements est observable entre les sujets allant d'une solution motrice minimisant l'énergie mécanique et les secousses articulaires, vers un mouvement tenant compte de la stabilité posturale. La solution motrice finale semble donc être le résultat d'une combinaison de ces deux facteurs, plutôt que la sélection exclusive d'un comportement. Cette hypothèse ne semble pas compatible avec le modèle de « focused selection », postulant l'inhibition des actions non voulues et l'activation des actions désirées, dans un schéma de décision du type tout-ou-rien (Mink, 1996; Cui et al., 2013). Pour ce modèle les actions en compétition seraient représentées au sein d'une carte sensorimotrice (Pastor-Bernier and Cisek, 2011)

liant le cortex visuel occipital au cortex moteur par la voie dorsale rapide (Caminiti et al., 1999). Dans notre étude, l'incertitude importante liée à l'absence de point saillant limite sans doute le rôle de la voie visuelle occipito pariétale en rendant difficile la spécification d'un nombre restreint de mouvements potentiels. Néanmoins l'idée d'une compétition entre solutions motrices potentielles n'est pas incompatible avec nos résultats pour lesquels la solution serait déterminées par des valeurs internes (coût énergétique etc.) et non des trajectoires imposées par la cible.

Des analyses supplémentaires sont néanmoins nécessaires, pour valider ce type de spéculation. Par exemple, l'étude du contrôle et de la combinaison de primitives motrices, comme les synergies musculaires, potentiellement en lien avec les valeurs internes extraites ici. Ce type d'étude pourrait constituer un argument en faveur d'un processus décisionnel reposant sur un mécanisme d'association plutôt que d'exclusion. Ce point sera repris plus en détail en discussion générale.

4. DISCUSSION GENERALE

Le but de cette thèse était d'étudier le contrôle du mouvement en considérant d'une part les valeurs internes guidant la décision motrice et d'autre part l'organisation des structures implémentant la solution motrice choisie. Ces questions ont souvent été étudiées séparément en distinguant trois niveaux d'analyse (Marr, 1982) :

- Le niveau théorique : **Pourquoi** le système agit ainsi ? (e.g. motifs, décision motrice et contrôle optimal)
- Le niveau algorithmique : **Comment** le système est-il capable d'agir ainsi et quelles sont les représentations que le SNC manipule ? (e.g. primitives motrices)
- Le niveau de l'implémentation : **Quelles structures neurales** sont utilisées ?

Ces niveaux sont pourtant largement interdépendants et certaines questions fondamentales ne peuvent être résolues en limitant l'étude à un seul de ces stades. C'est pourquoi nous avons étudié le contrôle du mouvement à deux niveaux généralement dissociés : « pourquoi » cette solution et « comment » la transformer en activations musculaires ? Pour la clarté de l'exposé, nous inverserons cet ordre, en abordant tout d'abord la sortie motrice puis les mécanismes capable de la moduler.

(1) Comment transformer la solution motrice en activations musculaires ?

L'implémentation musculaire de la solution motrice a été analysée selon le cadre théorique de la modularité des systèmes moteurs. En particulier, l'objectif de la première partie expérimentale était de valider ou contredire l'hypothèse des synergies musculaires en s'extrayant de limitations méthodologiques précédemment décrites. Pour cela le protocole utilisé était constitué de 72 mouvements de pointages dans différentes directions de l'espace et impliquant le corps tout entier (30 muscles des bras, du tronc et des jambes). De plus, le modèle

mathématique employé pour l'identification des synergies tenait compte de deux formes de modularité souvent décrites séparément dans la littérature : spatiale et temporelle. Enfin la métrique VAF classiquement utilisée pour évaluer la capacité des synergies extraites à reconstruire les enregistrements musculaires, a été complétée par une métrique de décodage. Cette nouvelle métrique évalue la capacité de la décomposition à inférer pour chaque essai la tâche effectivement réalisée, nous permettant ainsi de valider cette décomposition dans l'espace des muscles mais aussi de la tâche.

En dépit de la diversité des mouvements, nous avons mis en évidence un petit ensemble de synergies musculaires reconstruisant l'ensemble des activités musculaires et tâches exécutées. Toutefois, si les preuves de l'existence de ces invariants sont fortes, les modalités de contrôle de ces synergies par le SNC reste à définir.

(2) Pourquoi adopter cette solution motrice?

Pour mieux comprendre le choix de la sortie motrice, nous avons étudié le processus de décision motrice. Afin de révéler les motifs (valeurs implicites et internes) guidant la sélection d'une solution motrice, nous avons construit un protocole limitant le plus possible les influences décisionnelles externes : prise en compte des redondances extrinsèque (pointage d'une surface homogène) et intrinsèque (corps tout entier) et absence de récompense explicite (e.g. points à gagner).

Nos résultats mettent en évidence la variabilité des solutions adoptées par les sujets, qui se répartissent le long d'un continuum entre deux stratégies motrices chacune caractérisée par un critère d'optimalité spécifique :

- la première, considérée comme balance-efficient, consiste à mobiliser les genoux et les hanches pour abaisser le CdM et réduire son déplacement antéropostérieur. Le coût répliquant cette stratégie est la minimisation de la somme des couples musculaires, permettant une préservation de la stabilité posturale.

- la deuxième, considérée comme reach-efficient, consiste à fléchir les chevilles pour incliner le corps et le CdM vers l'avant. Le coût répliquant cette stratégie est une minimisation de l'énergie mécanique et des secousses articulaires, une combinaison déjà décrite lors de mouvement de pointage d'une barre à partir de la position assise (Berret et al., 2011b).

La description de ces deux stratégies met en lumière deux modes de fonctionnement opposés: minimiser la dépense d'énergie et les secousses au détriment de la stabilité posturale et vice versa. Une stricte discrimination des sujets en deux groupes n'a pas été possible, suggérant la combinaison pondérée de critères/valeurs orientant l'adoption d'une solution motrice individuelle. Nous avons formulé l'hypothèse que la subjectivité des réponses observées reflète le poids attribué à chaque valeur, également modulable en fonction du contexte sensorimoteur (e.g. augmentation des contraintes d'équilibre).

4.1. Considérations théoriques et perspectives

Nos travaux, qui s'appuient sur les cadres théoriques du contrôle optimal et des synergies musculaires soulèvent la question de leur compatibilité dans une perspective globale du contrôle du mouvement. Nos résultats fournissent une ébauche de réponse.

Une possibilité pour vérifier le lien hypothétique entre valeurs et synergies consisterait à corrélérer les synergies extraites aux valeurs identifiées par la méthode du contrôle optimal.

Le protocole employé pour l'étude des synergies introduit différentes contraintes d'équilibre, par la modulation de la hauteur et de l'excentricité des cibles. Chaque tâche de cette étude pourrait ainsi favoriser la sélection d'une valeur interne plutôt reach-efficient ou balance-efficient (comme montré en étude 2 par l'introduction de la condition RBoS). En outre, notre méthode de décodage de la tâche peut mettre en évidence des synergies activées dans certaines tâches plus que dans d'autres, et donc permettre de faire un premier lien entre les synergies utiles pour la réalisation d'une tâche et le critère d'optimalité associé à

cette même tâche. Cette analyse fonctionnelle plus approfondie n'a pas encore pu être réalisée, mais sera poursuivie.

Pour aller plus loin, nous pourrions également procéder à l'évaluation des coûts reach-efficient et balance-efficient (de l'étude 2) sur les données cinématiques obtenues dans l'étude 1, pour mettre cette fois directement en lien valeurs internes sélectionnées et synergies recrutées.

Ensemble ces études pourraient apporter un soutien à l'hypothèse d'une combinaison pondérée de primitives motrices, contrôlée par l'évaluation de critères d'optimalité. Dans ce contexte quelques études ont d'ailleurs évoqué par modélisation la possibilité d'un couplage entre théorie du contrôle optimal et synergies musculaire pour le guidage d'un système à plusieurs degrés de liberté (Nori and Frezza, 2005; Chhabra and Jacobs, 2008; Todorov, 2009).

Un lien potentiel entre valeurs internes et primitives motrices questionne également l'organisation neurale responsable de la sélection de l'action.

Cette sélection est classiquement décrite comme résultant d'un processus de compétitions entre différents plans moteurs potentiels, spécifiés en amont par des filtres sensoriels et attentionnels (Cisek, 2007). Les ganglions de la base sont considérés comme une structure clé de ce processus facilitant le mouvement désiré par la voie directe et inhibant les plans moteurs non désirés par la voie indirecte (Cui et al., 2013). L'action combinée de ces deux voies influencerait la compétition en tenant compte des coûts et bénéfices prédits pour chaque mouvement, qu'ils soient explicites (e.g. points à gagner) ou implicites (liées à des paramètres du mouvement, e.g. énergie mécanique).

Nos travaux peuvent compléter cette perspective, en proposant de concevoir la commande motrice comme le résultat de la combinaison pondérée et flexible d'un petit nombre de solutions disponibles (e.g. des synergies musculaires). Par exemple des études montrent que l'activité enregistrée dans le cortex moteur primaire du singe est corrélée plus fortement avec les coefficients associés aux synergies musculaires, qu'avec des paramètres du mouvement comme la direction (Holdefer and Miller, 2002; Yakovenko et al., 2011; Overduin et al.,

2015). Ces corrélats suggèrent l'existence d'une base corticale permettant le contrôle des synergies musculaires.

De plus, dans l'étude de la décision motrice, nous observons un continuum de comportements entre deux stratégies « extrêmes » (chacune caractérisée par un critère d'optimalité). Ce continuum suggère la possibilité de combiner des comportements favorisant chacun différentes valeurs internes (e.g. énergie dépensée vs stabilité posturale).

Nous proposons que le processus sous-tendant la sélection de l'action se baserait sur l'évaluation des coûts/bénéfices prédits pour chaque mouvement. Chaque valeur interne pourrait être en lien avec des primitives particulières et favoriser leur utilisation pour la construction de la commande motrice finale.

4.2. Applications pratiques

Au-delà de leurs implications théoriques, ces travaux pourraient servir à différentes applications.

Tout d'abord, la description d'un petit ensemble de modules fonctionnels contrôlables par le biais de critères d'optimalité pourrait faciliter la mise en œuvre d'interfaces homme-machine, en particulier pour la création de neuroprothèses. A l'heure actuelle plusieurs études montrent la possibilité de contrôler en continu des systèmes avec peu de degrés de liberté à partir des activités enregistrées dans le cortex moteur (Carmena et al., 2003; Ganguly and Carmena, 2009). Afin d'améliorer ces techniques, l'extraction de modules au niveau neural et la technique de décodage développée ici, pourraient aider à déterminer des ensembles d'activités encodant les informations pertinentes pour la réalisation de la tâche.

Un autre résultat important de notre étude est l'importante variabilité inter-sujet, rarement considérée dans les études antérieures. En effet, la science positiviste

traite un *objet* tout en faisant disparaître le *sujet* et ses singularités (les différences intersujets sont alors masquées par le moyennage). En outre, cette « désubjectivation » est entretenue par des protocoles spécifiant de très grandes contraintes externes et imposant un standard comportemental. Découvrir des invariants est l'objectif de la science ; mais l'application clinique nécessite une interaction singulière avec le patient, souvent incompatible avec le prototype universel décrit par l'approche fondamentale. En outre, le développement de machines intelligentes et adaptables ne peut faire l'économie de la singularité. Par exemple, dans le cadre d'utilisation de robots intersubjectifs et dédiés aux aides techniques et à l'accompagnement de personnes dépendantes.

De plus, la prise en compte de cette individualité, nous a permis de mettre en avant deux solutions particulières reach-efficient et balance efficient. Nous montrons également que malgré l'augmentation des contraintes d'équilibre, certains sujets continuaient à privilégier une stratégie reach-efficient, quitte à fragiliser leur stabilité posturale. Ces mêmes différences de « style » pourraient être retrouvées chez les personnes âgées, et avoir un lien avec l'apparition chez certaines d'entre elles de chutes fréquentes. Ces critères identifiés pourraient ainsi constituer un indicateur des sujets à risque de chute, ceux adoptant le RE se plaçant en condition de fragilisation de l'équilibre. Pour aller plus loin, il serait intéressant d'étudier en termes de critères d'optimalité les stratégies de coordination entre posture et mouvement des personnes âgées à risque de chute.

Enfin, plusieurs études suggèrent que les troubles moteurs des patients parkinsoniens pourraient résulter de troubles décisionnels et motivationnels (Mazzoni et al., 2007; Baraduc et al., 2013) rendant la sélection de l'action déficiente. Dans ce cas, le contexte sensorimoteur et la présence de signaux *affordants* modulent le déclenchement de l'action. Le pointage d'une cible saillante constitue un déclencheur du mouvement qui n'existe plus lors du pointage d'une surface homogène. En contrôlant les entrées visuelles facilitant le déclenchement et ainsi la décision motrice, une adaptation de notre dispositif

DISCUSSION GENERALE

expérimental pourrait servir à l'évaluation des déficiences mais aussi au reconditionnement de ces patients.

5. REFERENCES

REFERENCES

REFERENCES

- Abend W, Bizzi E, Morasso P (1982) Human arm trajectory formation. *Brain* 105:331–348
Available at: <http://europepmc.org/abstract/med/7082993> [Accessed August 24, 2015].
- Adkin AL, Frank JS, Carpenter MG, Peysar GW (2000) Postural control is scaled to level of postural threat. *Gait Posture* 12:87–93.
- Adkin AL, Frank JS, Carpenter MG, Peysar GW (2002) Fear of falling modifies anticipatory postural control. *Exp brain Res* 143:160–170 Available at: <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/11880892> [Accessed March 13, 2013].
- Alexandrov A, Frolov A, Massion J (1998) Axial synergies during human upper trunk bending. *Exp Brain Res* 118:210–220.
- Alexandrov A V., Frolov AA, Massion J (2001) Biomechanical analysis of movement strategies in human forward trunk bending. I. Modeling. *Biol Cybern* 84:425–434.
- Allen JL, Neptune RR (2012) Three-Dimensional Modular Control of Human Walking. *J Biomech* 45:2157–2163.
- Andersen RA, Cui H (2009) Review Intention , Action Planning , and Decision Making in Parietal-Frontal Circuits. *Neuron* 63:568–583 Available at: <http://dx.doi.org/10.1016/j.neuron.2009.08.028>.
- Atkeson CG, Hollerbach JM (1985) Kinematic Features of Unrestrained Vertical Arm Movements. *J Neurosci*.
- Atkeson CG, Stephens B (2008) Multiple balance strategies from one optimization criterion. *Proc 2007 7th IEEE-RAS Int Conf Humanoid Robot HUMANOIDS 2007*:57–64.
- Babinski J (1899) De l'asynergie cérébelleuse. *Rev Neurol* 7:806–816.
- Baraduc P, Thobois S, Gan J, Broussolle E, Desmurget M (2013) A Common Optimization Principle for Motor Execution in Healthy Subjects and Parkinsonian Patients. *J Neurosci* 33:665–677
Available at: <http://www.jneurosci.org/cgi/doi/10.1523/JNEUROSCI.1482-12.2013>.
- Barter JW, Li S, Sukharnikova T, Rossi M a, Bartholomew R a, Yin HH (2015) Basal Ganglia Outputs Map Instantaneous Position Coordinates during Behavior. *J Neurosci* 35:2703–2716.
- Belenkii V, Gurfinkel VS, Paltsev Y (1967) Elements of control of voluntary movement. *Biofizika* 12:135–141.
- Ben-Itzhak S, Karniel A (2008) Minimum acceleration criterion with constraints implies bang-bang control as an underlying principle for optimal trajectories of arm reaching movements. *Neural Comput* 20:779–812.
- Berardelli A, Hallett M, Rothwell JC, Agostino R, Manfredi M, Thompson PD, Marsden CD (1996) Single-joint rapid arm movements in normal subjects and in patients with motor disorders. *Brain* 119:661–674 Available at: <http://brain.oxfordjournals.org/content/119/2/661.short> [Accessed August 19, 2015].
- Bernstein NA (1967) *The Coordination and Regulation of Movements*, Pergamon P. Oxford.

REFERENCES

- Berret B, Bisio A, Jacono M, Pozzo T (2014) Reach Endpoint Formation during the Visuomotor Planning of Free Arm Pointing. *Eur J Neurosci* doi:10.1111:1–13.
- Berret B, Bonnetblanc F, Papaxanthis C, Pozzo T (2009) Modular Control of Pointing beyond Arm's Length. *J Neurosci* 29:191–205 Available at: <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/19129397> [Accessed February 28, 2013].
- Berret B, Chiovetto E, Nori F, Pozzo T (2011a) The manifold reaching paradigm: how do we handle target redundancy? *J Neurophysiol* 106:2086–2102 Available at: <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/21734107> [Accessed October 10, 2012].
- Berret B, Chiovetto E, Nori F, Pozzo T (2011b) Evidence for Composite Cost Functions in Arm Movement Planning: An Inverse Optimal Control Approach. *PLoS Comput Biol* 7:2–18 Available at: <http://www.pubmedcentral.nih.gov/articlerender.fcgi?artid=3192804&tool=pmcentrez&rendertype=abstract> [Accessed September 13, 2012].
- Berret B, Darlot C, Frederic J, Pozzo T, Papaxanthis C, Gauthier J-P (2008) The Inactivation Principle: Mathematical Solutions Minimizing the Absolute Work and Biological Implications for the Planning of Arm Movements. *PLoS Comput Biol* 4.
- Bizzi E, Cheung VCK, Avella A, Saltiel P, Tresch M, d'Avella a (2008) Combining modules for movement. *Brain Res Rev* 57:125–133 Available at: <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/18029291> [Accessed March 13, 2013].
- Bizzi E, Mussa-Ivaldi FA, Giszter SF (1991) Computations underlying the execution of movement: a biological perspective. *Science* (80-) 25:287–291.
- Bonnet V, Ramdani S, Fraisse P, Ramdani N, Lagarde J, Bardy BG (2011) A structurally optimal control model for predicting and analyzing human postural coordination. *J Biomech* 44:2123–2128 Available at: <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/21700288> [Accessed September 27, 2013].
- Bouisset S, Zattara M (1987) Biomechanical study of the programming of anticipatory postural adjustments associated with voluntary movement. *J Biomech* 20:735–742.
- Butler AB, Hodos W (2005) *Comparative Vertebrate Neuroanatomy Evolution and Adaptation.pdf*, Wiley-Liss. New York.
- Caminiti R, Genovesio A, Marconi B, Mayer AB, Onorati P, Ferraina S, Mitsuda T, Giannetti S, Squatrito S, Maioli MG, Molinari M (1999) Early coding of reaching: Frontal and parietal association connections of parieto-occipital cortex. *Eur J Neurosci* 11:3339–3345.
- Cappellini G, Ivanenko Y (2006) Motor patterns in human walking and running. *J*:3426–3437 Available at: <http://jn.physiology.org/content/95/6/3426.short>.
- Carmena JM, Lebedev M a., Crist RE, O'Doherty JE, Santucci DM, Dimitrov DF, Patil PG, Henriquez CS, Nicolelis M a. L (2003) Learning to Control a Brain–Machine Interface for Reaching and Grasping by Primates. *PLoS Biol* 1:e2 Available at: <http://biology.plosjournals.org/perlserv/?request=get-document&doi=10.1371/journal.pbio.0000042>.
- Carpenter MG, Adkin AL, Brawley LR, Frank JS (2006) Postural, physiological and psychological reactions to challenging balance: Does age make a difference? *Age Ageing* 35:298–303.

REFERENCES

- Carpenter MG, Frank JS, Silcher CP, Peysar GW (2001) The influence of postural threat on the control of upright stance. *Exp Brain Res* 138:210–218.
- Cheung VCK, d’Avella A, Bizzi E (2009a) Adjustments of motor pattern for load compensation via modulated activations of muscle synergies during natural behaviors. *J Neurophysiol* 101:1235–1257.
- Cheung VCK, d’Avella A, Tresch MC, Bizzi E, Avella A (2005) Central and sensory contributions to the activation and organization of muscle synergies during natural motor behaviors. *J Neurosci* 25:6419–6434 Available at: <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/16000633> [Accessed March 20, 2013].
- Cheung VCK, Piron L, Agostini M, Silvoni S, Turolla A, Bizzi E (2009b) Stability of muscle synergies for voluntary actions after cortical stroke in humans. *Proc Natl Acad Sci U S A* 106:19563–19568.
- Chhabra M, Jacobs R a. (2008) Learning to Combine Motor Primitives Via Greedy Additive Regression. *J Mach Learn Res* 9:1535–1558 Available at: <http://jmlr.csail.mit.edu/papers/v9/chhabra08a.html> \n<http://www.jmlr.org/papers/volume9/chhabra08a/chhabra08a.pdf>.
- Chiovetto E, Berret B, Delis I, Panzeri S, Pozzo T (2013) Investigating reduction of dimensionality during single-joint elbow movements: a case study on muscle synergies. *Front Comput Neurosci* 7:11 Available at: <http://www.pubmedcentral.nih.gov/articlerender.fcgi?artid=3584318&tool=pmcentrez&rendertype=abstract> [Accessed March 14, 2013].
- Chiovetto E, Berret B, Pozzo T (2010) Tri-dimensional and triphasic muscle organization of whole-body pointing movements. *Neuroscience* 170:1223–1238 Available at: <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/20633612> [Accessed October 5, 2012].
- Chiovetto E, Patanè L, Pozzo T (2012) Variant and invariant features characterizing natural and reverse whole-body pointing movements. *Exp Brain Res* 218:419–431.
- Chvatal SA, Torres-oviedo G, Safavynia S a, Ting LH (2011) Common muscle synergies for control of center of mass and force in nonstepping and stepping postural behaviors. *J Neurophysiol* 106:999–1015 Available at: <http://www.pubmedcentral.nih.gov/articlerender.fcgi?artid=3154805&tool=pmcentrez&rendertype=abstract> [Accessed March 13, 2013].
- Cisek P (2007) Cortical mechanisms of action selection: the affordance competition hypothesis. *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci* 362:1585–1599 Available at: <http://www.pubmedcentral.nih.gov/articlerender.fcgi?artid=2440773&tool=pmcentrez&rendertype=abstract> [Accessed June 3, 2013].
- Cisek P, Kalaska JF (2005) Neural correlates of reaching decisions in dorsal premotor cortex: Specification of multiple direction choices and final selection of action. *Neuron* 45:801–814.
- Cisek P, Kalaska JF (2010) Neural mechanisms for interacting with a world full of action choices. *Annu Rev Neurosci* 33:269–298 Available at: <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/20345247> [Accessed March 1, 2013].

REFERENCES

- Cisek P, Pastor-Bernier A (2014) On the challenges and mechanisms of embodied decisions. *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci* 369 Available at: <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/25267821> [Accessed July 28, 2015].
- Clark DJ, Ting LH, Zajac FE, Neptune RR, Kautz S a (2010) Merging of healthy motor modules predicts reduced locomotor performance and muscle coordination complexity post-stroke. *J Neurophysiol* 103:844–857.
- Crenna P, Frigo C, Massion J, Pedotti A (1987) Forward and backward axial synergies in man. *Exp Brain Res* 65:538–548.
- Cui G, Jun SB, Jin X, Pham MD, Vogel SS, Lovinger DM, Costa RM (2013) Concurrent activation of striatal direct and indirect pathways during action initiation. *Nature* 494:238–242 Available at: http://www.nature.com/nature/journal/v494/n7436/full/nature11846.html?WT.ec_id=NATURE-20130214.
- D'Avella A, Fernandez L, Portone A, Lacquaniti F (2008) Modulation of phasic and tonic muscle synergies with reaching direction and speed. *J Neurophysiol* 100:1433–1454.
- d'Avella A, Fernandez L, Portone A, Lacquaniti F, Avella A (2008) Modulation of phasic and tonic muscle synergies with reaching direction and speed. *J Neurophysiol* 100:1433–1454 Available at: <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/18596190> [Accessed October 5, 2012].
- d'Avella A, Fernandez L, Portone A, Lacquaniti F, Avella A (2013) Modulation of Phasic and Tonic Muscle Synergies With Reaching Direction and Speed. *J Neurophysiol* 100:1433–1454 Available at: <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/18596190> [Accessed October 5, 2012].
- D'Avella A, Portone A, Fernandez L, Lacquaniti F (2006) Control of Fast-Reaching Movements by Muscle Synergy Combinations. *J Neurosci* 26:7791–7810 Available at: <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/16870725> [Accessed March 13, 2013].
- D'Avella A, Portone A, Lacquaniti F (2011) Superposition and modulation of muscle synergies for reaching in response to a change in target location. *J Neurophysiol* 106:2796–2812 Available at: <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/21880939> [Accessed March 10, 2013].
- d'Avella A, Saltiel P, Bizzi E (2003) Combinations of muscle synergies in the construction of a natural motor behavior. *Nat Neurosci* 6:300–308 Available at: <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/12563264> [Accessed October 5, 2012].
- Davis JR, Campbell AD, Adkin AL, Carpenter MG (2009a) The relationship between fear of falling and human postural control. *Gait Posture* 29:275–279.
- Davis JR, Campbell AD, Adkin AL, Carpenter MG (2009b) The relationship between fear of falling and human postural control. *Gait Posture* 29:275–279.
- Deacon TW (1990) Rethinking Mammalian Brain Evolution. *Am Zool* 30:629–705.
- Delis I (2013) Modularity in muscle activations underlying voluntary human actions : novel methods for module identification and evaluation.
- Delis I, Berret B, Pozzo T, Panzeri S (2013a) Quantitative evaluation of muscle synergy models : a single-trial task decoding approach. *Front Comput Neurosci* 7:1–28 Available at:

REFERENCES

- <http://www.pubmedcentral.nih.gov/articlerender.fcgi?artid=3590454&tool=pmcentrez&rendertype=abstract> [Accessed March 13, 2013].
- Delis I, Berret B, Pozzo T, Panzeri S (2013b) Quantitative evaluation of muscle synergy models: a single-trial task decoding approach. *Front Comput Neurosci* 7:8 Available at: <http://www.pubmedcentral.nih.gov/articlerender.fcgi?artid=3590454&tool=pmcentrez&rendertype=abstract>.
- Delis I, Panzeri S, Pozzo T, Berret B (2014) A unifying model of concurrent spatial and temporal modularity in muscle activity. *J Neurophysiol* 111:675–693 Available at: <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/24089400>.
- Desmurget M, Gréa H, Prablanc C (1998) Final posture of the upper limb depends on the initial position of the hand during prehension movements. *Exp Brain Res* 119:511–516.
- Doya K (2008) Modulators of decision making. *Nat Neurosci* 11:410–416 Available at: <http://dx.doi.org/10.1038/nn2077> [Accessed July 15, 2014].
- Eng J, Winter D, MacKinnon C, Patla A (1992) Interaction of reaction moments and centre of mass displacement for postural control during voluntary arm movements. *Neurosci Res Commun* 11:73–80.
- Engelbrecht SE (2001) Minimum Principles in Motor Control. *J Math Psychol* 45:497–542 Available at: <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/11401453>.
- Featherstone R (2008) *Rigid Body Dynamics Algorithms*. Boston, MA: Springer US. Available at: <http://link.springer.com/10.1007/978-1-4899-7560-7> [Accessed June 26, 2015].
- Ferry M, Martin L, Termoz N, Côté J, Prince F (2004) Balance control during an arm raising movement in bipedal stance: Which biomechanical factor is controlled? *Biol Cybern* 91:104–114.
- Flash T, Hochner B (2005) Motor primitives in vertebrates and invertebrates. *Curr Opin Neurobiol* 15:660–666 Available at: <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/16275056> [Accessed March 2, 2013].
- Flash T, Hogans N (1985) The Coordination of Arm Movements: An Experimentally Confirmed Mathematical Model. *J Neurosci* 5:1688–1703.
- Gahéry Y, Massion J (1981) Co-ordination between posture and movement. *Trends Neurosci* 4:199–202 Available at: <Go to ISI>://WOS:A1981MD40400009\nhttp://ac.els-cdn.com/0166223681900643/1-s2.0-0166223681900643-main.pdf?_tid=c81a9aa8-4e24-11e3-aa8b-00000aach35f&acdnat=1384540743_bf94744d2d09e762a2d868edb9291dfb\n<Go to ISI>://WOS:A1988U566200002.
- Ganguly K, Carmena JM (2009) Emergence of a Stable Cortical Map for Neuroprosthetic Control. *PLoS Biol* 7:e1000153 Available at: <http://dx.plos.org/10.1371/journal.pbio.1000153>.
- Georgopoulos AP, Merchant H, Naselaris T, Amirikian B (2007) Mapping of the preferred direction in the motor cortex.
- Georgopoulos AP, Schwartz AB, Kettner RE (1986) Neuronal population coding of movement direction. *Science* (80-) 233:1416–1419.

REFERENCES

- Gill PE, Murray W, Saunders M a. (2002) SNOPT: An SQP Algorithm for Large-Scale Constrained Optimization. *SIAM J Optim* 12:979–1006.
- Glimcher PW (2003) The neurobiology of visual-saccadic decision making. *Annu Rev Neurosci* 26:133–179 Available at: <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/14527268> [Accessed June 6, 2013].
- Glimcher PW, Camerer CF, Fehr E, Poldrack RA (2009) *NEUROECONOMICS: Decision Making and the Brain*, Academic P. London.
- Gold JI, Shadlen MN (2000) Representation of a perceptual decision in developing oculomotor commands. *Nature* 404(6776):390–394. Available at: <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/12533623>.
- Goldberg ME, Wurtz RH (1972) Activity of Superior Colliculus in behaving monkey. II. Effect of Attention on Neuronal Responses. *J Neurophysiol* 35.
- Grasso R, Bianchi L, Lacquaniti F (2008) Motor Patterns for Human Gait: Backward Versus Forward Locomotion. *Seven*:1868–1885.
- Graziano MS a, Aflalo TNS, Cooke DF (2005) Arm movements evoked by electrical stimulation in the motor cortex of monkeys. *J Neurophysiol* 94:4209–4223 Available at: <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/16120657> [Accessed June 7, 2013].
- Grillner S, Rossignol S (1978) Contralateral reflex reversal controlled by limb position in acute spinal cat injected with clonidine i.v. *Brain Res* 144:411–414.
- Guigon E, Baraduc P, Desmurget M (2007a) Computational motor control: redundancy and invariance. *J Neurophysiol* 97:331–347.
- Guigon E, Baraduc P, Desmurget M (2007b) Computational motor control: redundancy and invariance. *J Neurophysiol* 97:331–347 Available at: <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/17005621> [Accessed January 24, 2014].
- Guigon E, Baraduc P, Desmurget M (2008) Optimality, stochasticity, and variability in motor behavior. *J Comput Neurosci*:1–35.
- Haggard P (2008) Human volition: towards a neuroscience of will. *Nat Rev Neurosci* 9:934–946 Available at: <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/19020512> [Accessed March 1, 2013].
- Haggard P, Clark S, Kalogeras J (2002) Voluntary action and conscious awareness. *Nat Neurosci* 5:382–385 Available at: <http://www.nature.com/doi/10.1038/nn827>.
- Harris CM, Wolpert DM (1998) Signal-dependent noise determines motor planning. *Lett to Nat* 394:780–784.
- Hart CB, Giszter SF (2004) Modular premotor drives and unit bursts as primitives for frog motor behaviors. *J Neurosci* 24:5269–5282 Available at: <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/15175397> [Accessed October 5, 2012].
- Hart CB, Giszter SF (2010) A neural basis for motor primitives in the spinal cord. *J Neurosci* 30:1322–1336 Available at: <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/20107059> [Accessed October 5, 2012].

REFERENCES

- Hay L, Redon C (2001) Development of postural adaptation to arm raising. *Exp Brain Res* 139:224–232.
- Hayashi R (1998) Afferent feedback in the triphasic EMG pattern of leg muscles associated with rapid body sway. *Exp Brain Res* 119:171–178.
- Hogan N (1984) AN ORGANIZING PRINCIPLE FOR A CLASS OF VOLUNTARY MOVEMENTS. *J Neurosci* 4:2745–2754.
- Holdefer RN, Miller LE (2002) Primary motor cortical neurons encode functional muscle synergies. *Exp brain Res* 146:233–243 Available at: <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/12195525> [Accessed October 5, 2012].
- Hoshi E, Shima K, Tanji J (2000) Neuronal activity in the primate prefrontal cortex in the process of motor selection based on two behavioral rules. *J Neurophysiol* 83:2355–2373.
- Hoshi E, Tanji J (2000) Integration of target and body-part information in the premotor cortex when planning action. *Nature* 408:466–470.
- Hug F, Turpin N a, Couturier A, Dorel S (2011) Consistency of muscle synergies during pedaling across different mechanical constraints. *J Neurophysiol* 106:91–103.
- Hugon M, Massion J, Wiesendanger M (1982) Anticipatory postural changes induced by active unloading and comparison with passive unloading in man. *Pflügers Arch Eur J Physiol* 393:292–296.
- Ivanenko Y, Cappellini G, Dominici N, Poppele RE, Lacquaniti F (2005) Coordination of locomotion with voluntary movements in humans. *J Neurosci* 25:7238–7253 Available at: <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/16079406> [Accessed October 4, 2012].
- Ivanenko YP, Grasso R, Zago M, Molinari M, Scivoletto G, Castellano V, Macellari V, Lacquaniti F (2003) Temporal components of the motor patterns expressed by the human spinal cord reflect foot kinematics. *J Neurophysiol* 90:3555–3565.
- Ivanenko YP, Poppele RE, Lacquaniti F (2004) Five basic muscle activation patterns account for muscle activity during human locomotion. *J Physiol* 556:267–282.
- Ivanenko YP, Poppele RE, Lacquaniti F (2006) Motor control programs and walking. *Neuroscientist* 12:339–348 Available at: <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/16840710> [Accessed March 5, 2013].
- Jeannerod M (2001) Neural simulation of action: a unifying mechanism for motor cognition. *Neuroimage* 14:S103–S109.
- Jeannerod M (2006) *Motor Cognition: What Actions Tell the Self*, Oxford Uni. Available at: https://books.google.com/books?hl=fr&lr=&id=__IJnFPtwQoC&pgis=1 [Accessed October 6, 2015].
- Kahneman D, Tversky A (1979) Prospect Theory: An Analysis of Decision under Risk. *Econometrica* 47:263–292.
- Kendall FP, Kendall McCreary E, Provance PG, Rodgers M, Romani W (2005) *Muscles : Testing and Function with Posture and Pain*.

REFERENCES

- Kirk DE (2004) Optimal Control: an introduction, Dover. New York.
- Knill D, Kersten D, Yuille a (1996) Introduction: A Bayesian formulation of visual perception. Percept as Bayesiani – xxi Available at: <http://diehlab.cps.utexas.edu/Sarah/BayesianTutorial.pdf>.
- Kuo AD (1993) AN OPTIMAL CONTROL MODEL FOR ANALYZING HUMAN POSTURAL BALANCE. IEEE 42:1–37.
- Kutch JJ, Kuo AD, Bloch AM, Rymer WZ (2008) Endpoint Force Fluctuations Reveal Flexible Rather Than Synergistic Patterns of Muscle Cooperation. J Neurophysiol 100:2455–2471.
- Kutch JJ, Valero-Cuevas FJ (2012) Challenges and new approaches to proving the existence of muscle synergies of neural origin. PLoS Comput Biol 8.
- Lacquaniti F, Grasso R, Zago M (1999) Motor Patterns in Walking. News Physiol Sci 14:168–174 Available at: <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/11390844>.
- Lacquaniti F, Ivanenko YP, Zago M (2012) Patterned control of human locomotion. J Physiol 590:2189–2199 Available at: <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/22411012> [Accessed March 13, 2013].
- Laumond J-P, Mansard N, Lasserre JB (2015) Optimization as motion selection principle in robot action. Commun ACM 58:64–74 Available at: http://dl.acm.org/ft_gateway.cfm?id=2743132&type=html\http://cacm.acm.org/magazines/2015/5/186020-optimization-as-motion-selection-principle-in-robot-action/fulltext.
- Lee DD, Seung HS (1999) Learning the parts of objects by non-negative matrix factorization. Nature 401:788–791 Available at: <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/10548103>.
- Libet B, Wright E., Gleason C. (1982) Readiness-potentials preceding unrestricted “spontaneous” vs. pre-planned voluntary acts. Electroencephalogr Clin Neurophysiol 54:322–335 Available at: <http://www.clinph-journal.com/article/001346948290181X/fulltext> [Accessed August 11, 2015].
- Marr D (1982) VISION: A computational Investigation into the Human Representation and Processing of Visual Information, W. H. Free. San Francisco, CA.
- Martin L, Cahouët V, Ferry M, Fouque F (2006) Optimization model predictions for postural coordination modes. J Biomech 39:170–176.
- Massion J (1992) Movement, Posture and Equilibrium: Interaction and Coordination. Prog Neurobiol 38:35–56.
- Mazzoni P, Hristova A, Krakauer JW (2007) Why don't we move faster? Parkinson's disease, movement vigor, and implicit motivation. J Neurosci 27:7105–7116.
- Mcgowan CP, Neptune RR, Clark DJ, Kautz S a (2010) Modular control of human walking: Adaptations to altered mechanical demands. J Biomech 43:1–15.
- Medina L, Reiner A (2000) Do birds possess homologues of mammalian primary visual, somatosensory and motor cortices? Trends Neurosci 23:1–12 Available at: <http://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S0166223699014861>.

REFERENCES

- Mink JW (1996) The basal ganglia: Focused selection and inhibition of competing motor programs. *Prog Neurobiol* 50:381–425.
- Morasso P (1981) Spatial control of arm movements. *Exp Brain Res* 42:223–227.
- Mouchnino L, Aurenty R, Massion J, Pedotti A (1992) Coordination between equilibrium and head-trunk orientation during leg movement: a new strategy build up by training. *J Neurophysiol* 67:1587–1598 Available at: <http://jn.physiology.org/content/67/6/1587.short> [Accessed September 30, 2015].
- Munoz DP, Pelisson D, Guitton D (1991) Movement of neural activity on the Superior Colliculus motor map during gaze shifts. *Science* (80-) 251:1358–1360.
- Mussa-Ivaldi FA, Giszter SF, Bizzi E (1994) Linear combination of primitives in vertebrate motor control. *Proc Natl Acad Sci U S A* 91:7534–7538.
- Nagengast AJ, Braun D a, Wolpert DM (2011) Risk sensitivity in a motor task with speed-accuracy trade-off. *J Neurophysiol* 105:2668–2674 Available at: <http://www.pubmedcentral.nih.gov/articlerender.fcgi?artid=3118741&tool=pmcentrez&rendertype=abstract> [Accessed March 25, 2013].
- Nakano E, Imamizu H, Osu R, Uno Y, Gomi H, Yoshioka T, Kawato M (1999) Quantitative Examinations of Internal Representations for Arm Trajectory Planning: Minimum Commanded Torque Change Model. *J Neurophysiol* 81:2140–2155.
- Nelson LW (1983) Physical Principles for Economies of Skilled Movements. *Biol Cybern* 46:135–147.
- Neptune RR, Clark DJ, Kautz SA (2009) Modular control of human walking: A simulation study. *J Biomech* 42:1282–1287.
- Nishii J, Murakami T (2002) Energetic optimality of arm trajectory. In: *Int Conf on Biomechanics of Man*.
- Nori F, Frezza R (2005) A control theory approach to the analysis and synthesis of the experimentally observed motion primitives. *Biol Cybern* 93:323–342 Available at: <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/16249891>.
- O'Brien MK, Ahmed AA (2013) Does risk-sensitivity transfer across movements? *J Neurophysiol* 109:1866–1875 Available at: <http://jn.physiology.org/cgi/doi/10.1152/jn.00826.2012>.
- Overduin SA, D'Avella A, Carmena JM, Bizzi E (2012) Microstimulation Activates a Handful of Muscle Synergies. *Neuron* 76:1071–1077 Available at: <http://dx.doi.org/10.1016/j.neuron.2012.10.018>.
- Overduin SA, d'Avella A, Roh J, Bizzi E, Avella A (2008) Modulation of muscle synergy recruitment in primate grasping. *J Neurosci* 28:880–892 Available at: <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/18216196> [Accessed March 13, 2013].
- Overduin SA, D'Avella A, Roh J, Carmena JM, Bizzi E (2015) Representation of Muscle Synergies in the Primate Brain. *J Neurosci* 35:12615–12624 Available at: <http://www.jneurosci.org/cgi/doi/10.1523/JNEUROSCI.4302-14.2015>.

REFERENCES

- Paillard J (1982) Le pilotage du moteur musculaire. In: Elements de Neurobiologie des comportements moteurs, INSEP Pari. (Azemar G, Ripoll H, eds), pp 9–35. Paris, France.
- Paizis C, Papaxanthis C, Berret B, Pozzo T (2008) Reaching Beyond Arm Length in Normal Aging : Adaptation of Hand Trajectory and Dynamic Equilibrium. *Behav Neurosci* 122:1361–1370.
- Pastor-Bernier A, Cisek P (2011) Neural correlates of biased competition in premotor cortex. *J Neurosci* 31:7083–7088.
- Platt ML, Glimcher PW (1997) Responses of intraparietal neurons to saccadic targets and visual distractors. *J Neurophysiol* 78:1574–1589.
- Pozzo T, Ouamer M, Gentil C (2001) Simulating mechanical consequences of voluntary movement upon whole-body equilibrium: the arm-raising paradigm revisited. *Biol Cybern* 85:39–49 Available at: <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/11471839>.
- Pozzo T, Stapley PJ, Papaxanthis C (2002) Coordination between equilibrium and hand trajectories during whole body pointing movements. *Exp Brain Res* 144:343–350 Available at: <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/12021816> [Accessed October 5, 2012].
- Prablanc C, Desmurget M, Gréa H (2003) Neural control of on-line guidance of hand reaching movements. *Prog Brain Res* 142:155–170.
- Ramos CF, Stark LW (1990a) Postural maintenance during fast forward bending: a model simulation experiment determines the “reduced trajectory”. *Exp Brain Res* 82:651–657 Available at: <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/2292277>.
- Ramos CF, Stark LW (1990b) Postural maintenance during movement : simulations of a two joint model. *Biol Cybern* 63:363–375.
- Rao A V, Benson D a., Darby C, Patterson M a., Francolin C, Sanders I, Huntington GT (2010) GPOPS, A MATLAB Software for Solving Multiple-Phase Optimal Control Problems U. *ACM Trans Math Softw* 37:1–39.
- Ricoeur P (2009) Philosophie de la volonté, I. Le volontaire et l’involontaire, Points. Paris, France. Available at: <http://effingo.be/philo/paul-ricoeur-philosophie-de-la-volonte-tome-i-le-volontaire-et-linvolontaire/> [Accessed September 28, 2015].
- Rogers MW (1992) Influence of task dynamics on the organization of interlimb responses accompanying standing human leg flexion movements. *Brain Res* 579:353–356.
- Roh J, Cheung VCK, Bizzi E (2011) Modules in the brain stem and spinal cord underlying motor behaviors. *J Neurophysiol* 106:1363–1378 Available at: <http://www.pubmedcentral.nih.gov/articlerender.fcgi?artid=3174810&tool=pmcentrez&rendertype=abstract> [Accessed March 13, 2013].
- Romo R, Schultz W (1992) Role of Primate Basal Ganglia and Frontal-Cortex in the Internal Generation of Movements .3. Neuronal-Activity in the Supplementary Motor Area. *Exp Brain Res* 91:396–407 Available at: <Go to ISI>://A1992JY90700003.
- Schlosser G, Wagner GP (2004) Modularity in Development and Evolution, University. Chicago. Available at: <https://books.google.com/books?hl=fr&lr=&id=bcLogRBiZ5IC&pgis=1> [Accessed August 17, 2015].

REFERENCES

- Schultz W (2015) Neuronal Reward and Decision Signals: From Theories to Data. *Physiol Rev* 95:853–951 Available at: <http://physrev.physiology.org/lookup/doi/10.1152/physrev.00023.2014>.
- Simon HA (1957) *Models of man* (Wiley J, ed)., NY. New York.
- Soechting JF, Flanders M (1992) Moving in three-dimensional space: frames of reference, vectors, and coordinate systems. *Annu Rev Neurosci* 15:167–191.
- Soechting JF, Lacquaniti F (1981) Invariant characteristics of a pointing movement in man. *J Neurosci* 1:710–720.
- Sporns O, Edelman GM (1993) Solving Bernstein's problem: a proposal for the development of coordinated movement by selection. *Child Dev* 64:960–981.
- Stapley P, Pozzo T, Grishin a (1998) The role of anticipatory postural adjustments during whole body forward reaching movements. *Neuroreport* 9:395–401 Available at: <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/9512378>.
- Stapley P, Pozzo T, Grishin a, Papaxanthis C (2000) Investigating centre of mass stabilisation as the goal of posture and movement coordination during human whole body reaching. *Biol Cybern* 82:161–172 Available at: <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/10664103>.
- Stapley PJ, Pozzo T, Cheron G, Grishin A (1999) Does the coordination between posture and movement during human whole-body reaching ensure center of mass stabilization? *Exp brain Res* 129:134–146 Available at: <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/10550511>.
- Stein RB, Ogusztörel MN, Capaday C (1986) What is optimized in muscular movements ? *Hum Kinet*.
- Stephens B (2007) Integral control of humanoid balance. *IEEE Int Conf Intell Robot Syst*:4020–4027.
- Takakusaki K (2008) Forebrain control of locomotor behaviors. *Brain Res Rev* 57:192–198.
- Thomas JS, Corcos DM, Hasan Z (2005) Kinematic and kinetic constraints on arm, trunk, and leg segments in target-reaching movements. *J Neurophysiol* 93:352–364.
- Ting LH, Macpherson JM (2005) A limited set of muscle synergies for force control during a postural task. *J Neurophysiol* 93:609–613 Available at: <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/15342720> [Accessed October 4, 2012].
- Todorov E (2004) Optimality principles in sensorimotor control (review). *Nat Neurosci* 7:907–915.
- Todorov E (2009) Compositionality of optimal control laws. *Adv Neural Inf Process Syst*:1856–1864.
- Todorov E, Jordan MI (2002) Optimal feedback control as a theory of motor coordination. *Nat Neurosci* 5:1226–1235.

REFERENCES

- Torres-oviedo G, Macpherson JM, Ting LH (2006) Muscle Synergy Organization Is Robust Across a Variety of Postural Perturbations. *J Neurophysiol* 96:1530–1546 Available at: <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/16775203> [Accessed March 13, 2013].
- Torres-Oviedo G, Ting LH (2007) Muscle synergies characterizing human postural responses. *J Neurophysiol* 98:2144–2156 Available at: <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/17652413> [Accessed March 6, 2013].
- Torres-Oviedo G, Ting LH (2010) Subject-specific muscle synergies in human balance control are consistent across different biomechanical contexts. *J Neurophysiol* 103:3084–3098 Available at: <http://www.pubmedcentral.nih.gov/articlerender.fcgi?artid=2888239&tool=pmcentrez&rendertype=abstract> [Accessed March 13, 2013].
- Tresch MC, Cheung VCK, d'Avella A (2006) Matrix factorization algorithms for the identification of muscle synergies: evaluation on simulated and experimental data sets. *J Neurophysiol* 95:2199–2212 Available at: <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/16394079> [Accessed March 12, 2013].
- Tresch MC, Saltiel P, Bizzi E (1999a) The construction of movement by the spinal cord. *Nat Neurosci* 2:162–167 Available at: <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/10195201>.
- Tresch MC, Saltiel P, Bizzi E (1999b) The construction of movement by the spinal cord. *Nat Neurosci* 2:162–167 Available at: <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/10195201>.
- Trommershauser J, Maloney LT, Landy MS (2003) Statistical decision theory and the selection of rapid, goal directed movements. *J Opt Soc Am*.
- Trommershäuser J, Maloney LT, Landy MS (2003) Statistical decision theory and trade-offs in the control of motor response. *Spat Vis* 16:255–275 Available at: <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/12858951>.
- Trommershäuser J, Maloney LT, Landy MS (2008) The Expected Utility of Movement. :95–112.
- Uno Y, Kawato M, Suzuki R (1989) Formation and control of optimal trajectory in human multijoint arm movement : minimum torque change model. *Biol Cybern* 101:89–101.
- Valero-Cuevas FJ, Venkadesan M, Todorov E (2009) Structured variability of muscle activations supports the minimal intervention principle of motor control. *J Neurophysiol* 102:59–68.
- Visser L De, Homberg JR, Mitsogiannis M, Zeeb FD, Rivalan M (2011) Rodent versions of the Iowa gambling task : opportunities and challenges for the understanding of decision-making. 5:1–21.
- Viviani P, Flash T (1995) Minimum-Jerk, Two-Thirds Power Law, and Isochrony : Converging Approaches to Movement Planning. *J Exp Psychol* 21:32–53.
- Viviani P, Terzuolo C (1982) Trajectory determines movement dynamics. *Neuroscience* 7:431–437.
- Wada Y, Kaneko Y, Nakano E, Osu R, Kawato M (2001) Quantitative examinations for multi joint arm trajectory planning - Using a robust calculation algorithm of the minimum commanded torque change trajectory. *Neural Networks* 14:381–393.

REFERENCES

- Wallis JD, Kennerley SW (2010) Heterogeneous reward signals in prefrontal cortex. *Curr Opin Neurobiol* 20:191–198.
- Whytt R (1751) *An essay on the vital and other involuntary motions of animals.*
- Winter DA (1990) *Biomechanics and motor control of human movement.*
- Winter DA, Eng P (1995) Kinetics : our window into the goals and strategies of the central nervous system. *Behav Brain Res* 67.
- Winters JM, Stark L (1985) Fundamental Human Movement Patterns Through the Use of In-Depth Antagonistic Muscle Models. *IEEE Trans Biomed Eng BME*-32:826–839.
- Wolpert DM, Flanagan JR (2001) Motor prediction. *Curr Biol* 11:R729–R732.
- Wolpert DM, Landy MS (2012) Motor control is decision-making. *Curr Opin Neurobiol* 22:1–8 Available at: <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/22647641> [Accessed June 3, 2012].
- Wu SW, Dal Martello MF, Maloney LT (2009) Sub-Optimal allocation of time in sequential movements. *PLoS One* 4.
- Wu S-W, Delgado MR, Maloney LT (2011) The neural correlates of subjective utility of monetary outcome and probability weight in economic and in motor decision under risk. *J Neurosci* 31:8822–8831 Available at: <http://www.pubmedcentral.nih.gov/articlerender.fcgi?artid=3156821&tool=pmcentrez&rendertype=abstract> [Accessed March 8, 2013].
- Yakovenko S, Krouchev N, Drew T (2011) Sequential activation of motor cortical neurons contributes to intralimb coordination during reaching in the cat by modulating muscle synergies. *J Neurophysiol* 105:388–409.
- Zatiorsky VM, Prilutsky BI (2012) *Biomechanics of Skeletal Muscles, Human Kine.*
- Zhang H, Maddula S V, Maloney LT (2010) Planning routes across economic terrains: maximizing utility, following heuristics. *Front Psychol* 1:214 Available at: <http://www.pubmedcentral.nih.gov/articlerender.fcgi?artid=3153819&tool=pmcentrez&rendertype=abstract> [Accessed March 25, 2013].

Abstract

This thesis is aimed at better understanding how the Central Nervous System (CNS) plans and controls voluntary movements. When moving, humans must overcome intrinsic (e.g. choosing which muscles to activate) and extrinsic (e.g. choosing where to reach an object) redundancy, requiring selecting one motor solution among several potential ones. To better understand this process, we studied in parallel two important motor control theories: muscular synergies and motor decision.

In a first part, we focused on intrinsic redundancy by testing the muscular synergies hypothesis. According to it, the CNS simplifies the control of muscles, in using a limited set of building blocks whose linear combinations allow the performance of virtually any motor task. In this study, we challenge the modular motor control hypothesis by combining a) the design of a highly comprehensive experiment with b) the use of a unifying modularity model to describe single-trial EMG activity in space and time and c) a module evaluation process that assesses the modular decomposition not only in input space (EMG data reconstruction) but also in task space (task discrimination). Our rationale is that an effective modular control implementation would allow not only the formation of a wide variety of muscle patterns but also the achievement of a large set of tasks. The main theoretical result is the existence of few spatial and temporal modules that not only give a concise representation of muscle patterns but also carry nearly all task-relevant information of EMG signals.

In a second part, we studied the decisional process that underlies all voluntary movement. In daily life, human movement is guided by objective external constraints (e.g. an object to reach), potential external cost/benefits (e.g. monetary reward) and internal cost/benefits associated with each movement (e.g. energy expenditure). Here, we aimed at investigating internal variables orienting action selection when facing the complexity of human-environment interactions. To this aim, we designed an experimental protocol reducing external constraints: no predetermined endpoint (e.g. salient target) and no explicit reward (e.g. money). Subjects had to perform whole body reaching movements towards a uniform surface (no pre-determined endpoint). Our results illustrate the presence of idiosyncratic values guiding posture and movement coordination that can be combined in a flexible manner as a function of context and subject. A first value takes into account the energy expenditure and articular jerk, while the other favored stable dynamic equilibrium but requires larger energy expenditure and articular jerk.

In conclusion of this work, we suggest that motor control can be viewed as a decision process evaluating internal values to elaborate the most efficient control in function of context. In addition, this control can be simplified by the use of functional modules allowing CNS to generate rapidly a large set of whole body movements.

Résumé

Ces travaux de thèse ont pour objectif de mieux comprendre comment le système nerveux central (SNC) planifie et contrôle les mouvements volontaires. Tout mouvement nécessite la résolution de deux types de redondance : interne (complexité du corps) et externe (interactions avec l'environnement), qui rendent difficile la sélection d'une action. Pour mieux comprendre ce contrôle, nous avons étudié en parallèle deux hypothèses importantes dans le domaine du contrôle moteur : les synergies musculaires et la décision motrice.

Selon l'hypothèse des synergies musculaires, le contrôle des muscles par le SNC serait simplifié par l'utilisation de groupements invariants d'activations coordonnées de différents muscles, dont la combinaison sous-tendrait la réalisation de mouvements complexes. Le but de cette étude était de mettre à l'épreuve l'hypothèse des synergies musculaires en étudiant simultanément : a) un protocole spécifiant un grand nombre de mouvements variés, b) un nouveau modèle mathématiques tenant compte, pour l'extraction des synergies, de la modularité spatiale et temporelle, c) une double-évaluation de la qualité de la décomposition en synergies : au niveau musculaire (métrique VAF) et fonctionnel (performance de décodage). Notre idée directrice était que l'utilisation de synergies musculaires par le SNC n'est plausible que si elles permettent de rendre compte des activations musculaires d'un grand nombre de mouvements différents, et possèdent chacune un rôle fonctionnel spécifique. Les résultats de cette première étude montrent l'existence d'un petit ensemble de synergies dont la combinaison reconstruit les activations musculaires, et code efficacement toutes les tâches testées.

La sélection d'une action, vue comme une prise de décision, peut être guidée par les contraintes extérieures objectives (e.g. la position de l'objet à attraper), les coûts/bénéfices explicites potentiels (e.g. une récompense monétaire), et les coûts/bénéfices internes associés à chaque mouvement (e.g. dépense d'énergie). Au quotidien, les actes sont rarement associés à des récompenses explicites. De plus, la redondance extrinsèque est toujours présente, la saisie d'une pomme par exemple ne définit pas une position finale précise de la main, contrairement au protocole souvent étudié de pointage d'une cible saillante. Les valeurs internes guidant le mouvement auraient donc une importance particulière dans le processus de décision motrice. Afin de les étudier, nous avons construit un protocole limitant les influences décisionnelles externes décrites ci-dessus. Les résultats de cette deuxième étude montrent des comportements différents entre les sujets, et mettent en avant en particulier l'existence de deux valeurs internes guidant la coordination entre posture et mouvement

En conclusion, nous suggérons que le contrôle du mouvement peut être vu comme un processus de décision évaluant des valeurs internes pour produire la solution motrice la plus pertinente pour le contexte présent. De plus, ce contrôle serait simplifié par l'utilisation complémentaire de modules fonctionnels stockés dans le SNC.